

SÉRIE A, N°

N° D'ORDRE :

331

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ
(SCIENCES)

PAR

M^{me} A. VORMS-RAVILLARD

1^{re} THÈSE. — MODIFICATIONS ANATOMIQUES DES GALLES ARRÊTÉES
DANS LEUR DÉVELOPPEMENT.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

3

AVRIL 1935

devant la Commission d'examen.

MM. MOLLIARD, *Président.*

RABAUD

COMBES

} *Examineurs.*

PARIS

ÉDITIONS PROBA

181, RUE DU CHATEAU-DES-RENTIERS, 181

1935





Digitized by the Internet Archive
in 2026

SÉRIE A, N^o .
N^o D'ORDRE :

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE TITRE DE DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ
(SCIENCES)

PAR

M^{me} A. VORMS-RAVILLARD

1^{re} THÈSE. — MODIFICATIONS ANATOMIQUES DES GALLES ARRÊTÉES
DANS LEUR DÉVELOPPEMENT.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le

devant la Commission d'examen.

MM. MOLLIARD, *Président.*

RABAUD
COMBES } *Examineurs.*

PARIS

ÉDITIONS PROBA

181, RUE DU CHATEAU-DES-RENTIERS, 181

1935

MODIFICATIONS ANATOMIQUES DES GALLES ARRÊTÉES DANS LEUR DÉVELOPPEMENT

par M^{me} A. VORMS-RAVILLARD

INTRODUCTION

On rencontre fréquemment à l'automne des cécidies foliaires qui, bien qu'ayant achevé leur croissance, sont demeurées très petites par rapport aux échantillons normaux; en général, on observe que ces cécidies sont dépourvues de larve gallicole.

Quel rapport existe-t-il entre l'arrêt du développement et la disparition du parasite, et en particulier, quelles sont les modifications anatomiques consécutives à l'absence d'excitation larvaire?

Ces questions se rattachent à une expérience classique de cécidogénèse réalisée par M. Molliard (44); en injectant à l'intérieur de pistils jeunes de *Papaver* le liquide résultant du broyage de larves d'*Aulax Papaveris*, M. Molliard obtint au bout de quelques jours une hypertrophie considérable des placentas qui arrivent à se toucher et à constituer à l'intérieur de l'organe une déformation qui rappelle beaucoup la galle normale correspondante. L'excitation chimique des substances sécrétées par la larve constitue donc un des facteurs essentiels de la production des galles. Inversement la suppression de cette excitation doit retentir considérablement sur l'évolution gallaire. C'est ce que nous nous sommes proposés d'étudier au cours de ce travail.

Comme il est impossible de déterminer l'époque exacte et la cause de la disparition du gallicole dans les galles anormales recueillies dans la nature, nous avons été conduits à provoquer expérimentalement la mort du parasite, afin de pouvoir rapporter les modifications anatomiques observées à une cause bien déterminée.

Cet exposé comprend trois parties :

Nos recherches ont porté sur les galles de *Mikiola Fagi* arrêtées dans leur développement par la suppression expérimentale de la larve. La galle de *Mikiola* a été choisie en raison de sa grande abondance et de sa forme qui facilite l'expérimentation; c'est une galle en bourse pourvue d'un petit canal qui permet d'atteindre la larve sans occasionner de grosses lésions cellulaires (fig. 1).

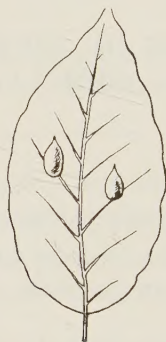


Fig. 1. — Galle de *Mikiola Fagi*.

La destruction de la larve a été obtenue par un procédé très simple qui consiste à piquer le parasite avec une très fine aiguille d'acier stérilisée au préalable. L'opération réussit bien avec les très jeunes galles chez lesquelles la partie inférieure a fini d'évoluer alors que la saillie à la face supérieure du limbe se réduit encore à quelques boursouflures. Dans ce cas, la larve se trouve toujours à proximité du canal et comme celui-ci est légèrement extensible, on peut introduire assez facilement l'aiguille et piquer la larve sans endommager les tissus végétaux. Mais très vite les parois du canal durcissent; la larve minuscule passe dans la galle proprement dite devenue globuleuse et se fixe à la paroi. L'aiguille ne réussit pas toujours à l'atteindre et de plus, en écrasant les poils qui obstruent le canal, elle facilite le passage des parasites secondaires. Par ailleurs, les oiseaux détruisent un certain nombre d'échantillons.

La récolte est bonne quand on retrouve sans dommage 20 % environ des galles piquées, ce qui ne veut pas dire que ces 20 % seront totalement utilisables. A Fontainebleau, si la saison est froide et pluvieuse, les débuts de galles sont visibles fin avril ou début mai (30 avril en 1932); si la température est clémente, ils apparaissent quelques jours plus tôt (25 avril en 1933, et 28 avril en 1934).

En raison de l'évolution très rapide de la galle, et si l'on veut obtenir des échantillons bien sériés, il est nécessaire de procéder à des piqûres quotidiennes au début de la croissance, puis tous les deux ou trois jours à partir du 6^e jour.

Les dernières galles piquées en 1934 l'ont été le 23 mai; la durée de l'expérimentation est donc de 25 jours environ et elle a été conduite de la façon suivante :

Un certain nombre de galles (200 environ) ont été repérées au fur et à mesure de leur apparition, à l'aide de fils de couleurs différentes; ce qui a permis d'obtenir des groupes de galles dont l'âge était bien déterminé pour chacun d'eux, et s'échelonnait de 1 à 25 jours.

Dans chaque groupe, une quinzaine d'échantillons étaient piqués à une même date et demeuraient sur les feuilles; cinq à six autres échantillons étaient recueillis pour permettre l'étude de l'anatomie gallaire le jour de la piqûre; enfin les cinq à six dernières galles du groupe n'étaient pas touchées et poursuivaient librement leur évolution.

En fin de compte la récolte comprenait douze groupes se rapportant aux différentes périodes d'évolution de la galle, depuis son apparition jusqu'à son maximum de taille.

Chaque groupe était formé par trois séries de galles du même âge :

1^{re} série : galles piquées ayant continué à vivre sur les feuilles.

2^e série : galles non piquées, recueillies le jour de la piqûre (témoin initial).

3^e série : galles non piquées, ayant évolué normalement (témoin final).

La comparaison de la première série avec la deuxième a permis de suivre les modifications survenues dans la galle après la piqûre.

La comparaison de la première série avec la troisième, a montré les différences anatomiques existant entre la galle piquée et la galle adulte normale. Ces deux comparaisons feront chacune l'objet d'un chapitre.

CHAPITRE I

COMPARAISON DES SÉRIES DE GALLES PIQUÉES AVEC LES SÉRIES DE GALLES TÉMOINS RÉCOLTÉES LE JOUR DE LA PIQÛRE

Dans ce chapitre, nous nous sommes efforcés d'établir les différences anatomiques existant entre deux séries de galles.

La première série est constituée par des galles piquées après un jour, deux jours, trois jours, etc... de croissance et demeurées en place jusqu'au 30 mai. La deuxième série comprend des galles-témoins ayant un jour, deux jours, trois jours, etc... de croissance et récoltées aux dates où se faisaient les piqûres.

Avant d'exposer nos recherches, nous indiquerons brièvement les sources de documentation.

Historique :

La galle de *Mikiola Fagi* sur *Fagus Sylvatica* a été décrite et représentée par de nombreux auteurs : MALFIGHI [34] (1675), REAUMUR [55] (1737), HARTIG [18] (1839), BREMI [11] (1847), ALTUM [2] (1875), HOUARD [20] (1901).

La structure et le développement gallaires ont été étudiés successivement par M. BUSGEN [12] (1895), H. FOCKEU [16] (thèse 1896), O. APPEL [4] (thèse 1899).

Les travaux de A. MUHLDORF [50] (1926) et H. ROSS [57] (1932) ont porté particulièrement sur la zone de décollement et la chute de la cécidie.

La description du parasite gallicole a été donnée par HARTIG [19] (1840), RATZBURG [53] (1840), BREMI [11] (1847), BEYERINCK [9] (1886), RUBSAAMEN [59] (1892), BUSGEN [12] (1895)...

Et la collection du Museum (don du docteur Giraud) renferme un beau specimen de cet insecte, sur lequel nous croyons utile de fournir quelques détails.

La galle qui nous intéresse est produite par un diptère connu sous différents noms : *Cecidomyia Fagi*, *Tipula*, *Hormomyia Fagi* et en dernier lieu *Mikiola Fagi*, nom qui lui a été donné par Hartig.

Ce diptère (fig. 2) est relativement grand, puisqu'il atteint 4 à 5 mm. de long à l'état adulte.

Kieffer lui attribue les caractères suivants : palpes de quatre articles allongés; ongles de la pince renflés au milieu; oviducte terminé supérieurement par deux lamelles au dessous desquelles s'en trouve une troisième plus petite.

Les femelles sont toujours plus nombreuses que les mâles et s'en différencient par la couleur rouge vif de l'abdomen.

L'éclosion a lieu au printemps et de telle sorte que l'animal, encore entouré de sa chrysalide, sort en rampant de la galle après avoir déchiré la petite toile de fermeture. Il se détache ensuite de sa chrysalide, qui reste souvent accrochée à l'ouverture de la cécidie. Peu de temps

après la sortie, l'accouplement se produit, suivi de la ponte des œufs. Ces derniers sont de dimensions extrêmement réduites. Une femelle peut en pondre deux ou trois cents, mais elle ne les dépose qu'en très petit nombre à la fois et de préférence sur les bourgeons foliaires encore fermés au début de la saison. Trente à quarante jours après la ponte, on peut trouver les enveloppes vides des œufs, ceux-ci ayant donné naissance à des larves jaunées qui ont réussi à pénétrer dans l'intérieur des bourgeons.

La larve de *Mikiola Fagi* a été décrite par Kieffer comme ayant « le corps rouge et couvert de téguments qui sont moins convexes ventralement que dorsalement; les papilles dorsales, latérales, pleurales externes et ventrales postérieures sont munies d'une soie très courte et disposées en deux groupes de deux de chaque côté de la ligne médiane » (fig. 3 et 4).

Personnellement, nous n'avons jamais vu que des larves jaunes, et souvent d'un jaune très pâle.



Fig. 3. — Larve d'un insecte cécidogène demi-schématisée 20/2 d'après Ross.



Fig. 4. — Photographie d'une larve de *Mikiola* gr. : 40

A ce stade d'évolution, l'insecte a des dimensions très réduites; d'après FOCKEU, la larve mesure environ 250 μ m. de longueur sur 170 μ m. de largeur au moment où la cécidie apparaît sur la feuille; elle est accolée au limbe par la face ventrale.

Les entomologistes ne sont pas d'accord sur son armature buccale, mais la larve ne paraît posséder ni mandibules ni aiguillon. On peut

donc supposer que l'animal suce sans piquer, la turgescence du protoplasme étant suffisante pour amener le suintement d'un liquide à travers la paroi cellulaire; ou bien encore que la larve se nourrit par double osmose, suivant l'hypothèse de BEYERINCK [10]. En effet pendant les premiers stades de son évolution, la larve a le corps très lisse et collé à la feuille, avec une telle adhérence qu'on ne peut l'en détacher sans dommage, et comme, par ailleurs, le tissu nourricier n'a aucune lésion, on peut croire que la nutrition se fait par une assimilation osmotique sur toute la surface de contact entre la larve et la plante.

Vers le mois de juillet, la larve atteint sa taille définitive (jusqu'à 2 mm. 5 pour une galle de 10 mm.) et cesse de s'alimenter. Elle tisse alors une petite toile à la base de la galle, puis se transforme en pupa. A l'automne, la galle enfermant la larve tombe sur le sol; l'insecte passe l'hiver dans sa loge, dont la paroi, épaisse, lignifiée et enduite de cire, le met à l'abri des intempéries.

La date de la pupation est variable et d'autant plus précoce que l'arrière-saison est plus chaude. La présence des parasites étrangers ne paraît pas étrangère à cette variation.

Recherche des jeunes galles : Pour repérer des débuts de galles, il faut d'abord trouver des hêtres bien exposés. Le *Mikiola* recherche la lumière tamisée et se trouve rarement dans les endroits trop éclairés ou trop sombres: le bord des sentiers, la proximité d'une clairière lui sont favorables. Il pique surtout les feuilles des jeunes plants ou les rejets qui poussent à la base des arbres plus âgés.

Les débuts de galles apparaissent à la face inférieure des feuilles et le plus souvent dans l'angle de deux grosses nervures. Cette situation s'explique d'ailleurs par la disposition des feuilles dans le bourgeon. Si l'on se rapporte au croquis ci-contre (fig. 5), on voit que, dans le



Fig. 5. — Bourgeon de *Fagus sylvatica*. Coupe transversale 40/2
D'après Ross.

bourgeon, les feuilles sont plissées de telle façon qu'elles présentent vers l'extérieur les dos des nervures serrées les unes contre les autres. Quand la larve pénètre dans le bourgeon, elle ne trouve comme terrain d'attaque que ces nervures, le long desquelles elle chemine jusqu'à ce qu'elle soit arrêtée par la jonction de deux d'entre elles. Elle se fixe dans leur voisinage immédiat et se trouve alors en présence de tissus jeunes, d'autant plus susceptibles de réagir qu'ils sont plus près du système vasculaire.

Lorsque l'action du parasite commence à s'exercer, le mésophylle est encore à l'état de méristème et permet une rapide multiplication cellulaire.

Dès que les feuilles commencent à s'étaler, les nervures apparaissent très saillantes, couvertes de poils fins, argentés, couchés les uns sur les autres et orientés vers le bord de la feuille.

Une grosse nervure (fig. 6) est constituée par une méristèle principale au-dessus de laquelle sont disposées symétriquement deux méristèles secondaires. La méristèle principale est fermée; elle comprend un

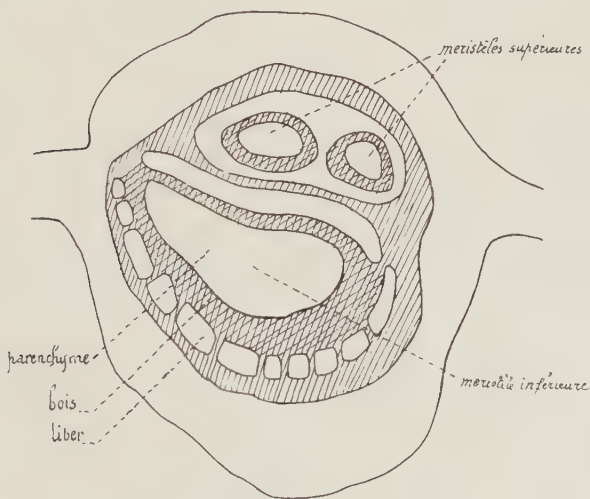


Fig. 6. — Schéma d'une grosse nervure.

anneau libero-ligneux presque continu; par suite de la disposition circulaire des faisceaux, les pôles du bois se regardent. Les faisceaux sont séparés par de minces rayons médullaires sclérifiés d'un bout à l'autre. Autour de cet anneau, s'en trouve un deuxième formé par les

fibres péri-cycliques plus abondantes du côté inférieur. Le centre de la méristèle est rempli par du parenchyme correspondant à la zone pérимédullaire.

Vers la face supérieure de la feuille se trouvent les méristèles secondaires, dont l'une est un peu plus développée que l'autre et qui vont donner en s'écartant deux nervures secondaires. Elles sont entourées d'une zone péri-cyclique qui se confond avec celle de la méristèle principale dans toute la région de contact. Leur tissu vasculaire n'entoure pas du parenchyme médullaire comme précédemment, car les vaisseaux sont groupés en masse circulaire, mais non en anneau.

Autour des trois méristèles se trouvent des assises irrégulières de cellules non différenciées et qui sont limitées par un épiderme semblable à celui du limbe.

Les nervures secondaires se réduisent à une seule méristèle présentant les mêmes caractères que la méristèle principale qui vient d'être décrite.

Quant à la portion du limbe comprise dans l'angle de deux nervures, elle se différencie avec une grande rapidité. Dès que la feuille est étalée on observe la répartition suivante des tissus :

Un épiderme supérieur formé de petites cellules plus ou moins rectangulaires et légèrement bombées sur leur face libre.

Une seule assise de parenchyme palissadique, quatre à cinq assises de parenchyme lacuneux, un épiderme inférieur de très petites dimensions avec de place en place quelques stomates.

Les faisceaux vasculaires sont formés de vaisseaux ligneux spirales et de tubes libériens ayant un calibre réduit.

La galle se manifeste à son début (fig. 7 et 8) par une enflure de la nervure à la face inférieure de la feuille. Cette enflure se produit du

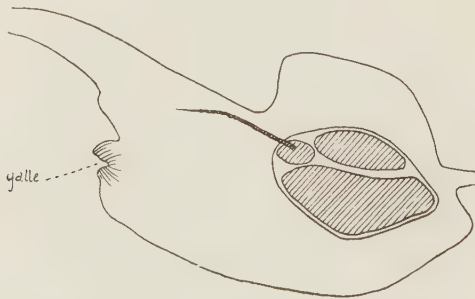


Fig. 7. — Schéma montrant un début de galle : grossissement 55/3.

côté de la nervure où se trouve la larve ; elle est due à une intense multiplication cellulaire dans les deux ou trois assises qui se trouvent immédiatement sous l'épiderme. Les nouvelles cellules sont petites, souvent quadrangulaires, à parois minces, et serrées les unes contre les autres. Elles possèdent un abondant protoplasme et un gros noyau.

Elles sont toutes identiques quand l'attaque larvaire se produit sur une feuille très jeune dans laquelle tout le parenchyme est homogène. Si l'attaque a lieu après la différenciation en tissu palissadique et tissu lacuneux, il peut exister une sorte de ligne de démarcation entre les cellules provenant de la multiplication de l'un ou l'autre tissu. Mais

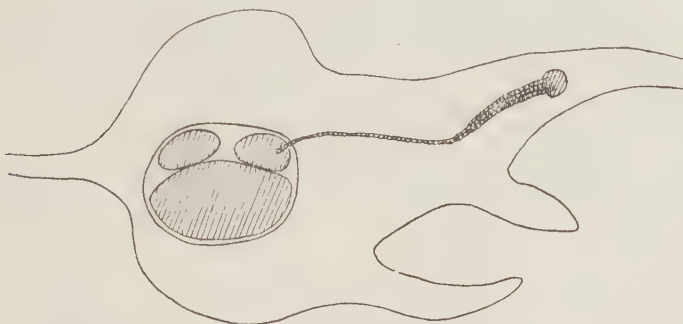


Fig. 8. — Schéma montrant un début de galle : grossissement 55/3.

dès que la prolifération cellulaire gagne la face supérieure de la feuille, cette distinction n'est plus possible. Les nouvelles cellules s'allongent vers la face inférieure, deviennent de plus en plus étroites, et déterminent une boursoufflure de forme indéterminée. Très vite, la multiplication cellulaire amène l'apparition de nouvelles boursoufflures qui se réunissent à la première, et finissent par constituer un bourrelet annulaire d'environ quinze à vingt cellules de largeur.

Il est à remarquer que la prolifération a lieu à quelque distance de la larve, et que les cellules qui sont au contact de cette dernière restent inactives.

Le bourrelet, au fur et à mesure qu'il se développe, diminue de diamètre et prend la forme d'un cône creux, dont la loge centrale communique avec l'extérieur par un petit canal feutré de longs poils enchevêtrés. Ce feutrage rend le passage difficile aux parasites venant du dehors sans toutefois empêcher l'arrivée de l'air.

L'épiderme se cloisonne en même temps et recouvre toute la for-

mation; il présente sur les côtés du cône une forme plus allongée, mais garde à la partie supérieure son aspect primitif.

Contrairement à ce qui est souvent dit pour la galle de Mikiola, le tissu cellulaire apparaît tout au début de la formation. Le bois peut n'être représenté que par un seul vaisseau spiralé formant une sorte de pont, reliant ainsi les faisceaux des deux nervures dans l'angle desquelles la galle est logée.

Pendant que se forme l'excroissance à la face inférieure du limbe, il se produit souvent deux modifications à la face supérieure : la première consiste en un relèvement des deux bords du limbe de chaque côté de la nervure si bien que la galle proprement dite apparaîtra dans une dépression; la deuxième est une déformation de la nervure, le parenchyme qui recouvre le faisceau libero-ligneux n'est plus également réparti; il en résulte une bosse anguleuse du côté parasité; cette bosse va disparaître peu à peu au fur et à mesure que la prolifération cellulaire devient plus visible à la face supérieure.

Cette déformation n'est pas constante, mais elle est d'autant plus visible que la galle est au voisinage d'une plus grosse nervure (fig. 9 et 10).

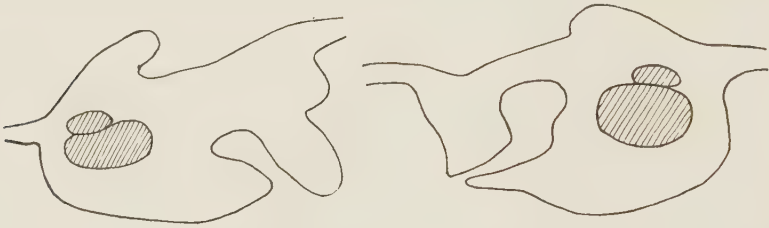


Fig. 9 et 10. — Schémas montrant les déformations de la nervure à sa face supérieure
gr. : 28/3.

La formation gallaire de la face supérieure étant achevée, on assiste ensuite au développement de la galle proprement dite; c'est à cette période que commence notre expérimentation.

Stade I : Age de la galle : 3 jours.

L'âge indiqué pour chaque stade représente le temps écoulé depuis le début de la prolifération cellulaire. Pour le stade I, les trois jours ont été nécessaires à la croissance de la galle inférieure, nous sommes donc au moment où la galle supérieure fait son apparition.

Si l'on examine une coupe longitudinale du témoin (fig. 11), on constate que le plafond gallaire est plus épais que le limbe aux dépens

duquel il se forme. Il est constitué par des cellules irrégulières, serrées les unes contre les autres et se cloisonnant dans tous les sens. Alors que la différenciation commence à se manifester dans les parties saines de la feuille par une ébauche de tissu palissadique, le parenchyme



Fig. 11. — Schéma de la galle piquée; gr. : 55/3.

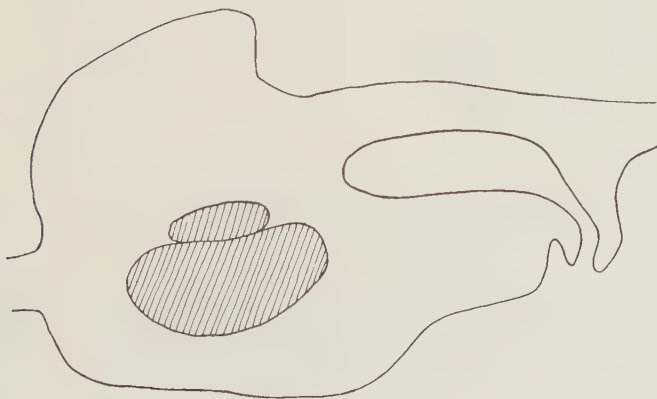


Fig. 12. — Schéma de la galle témoin; gr. : 55/3.

gallaire reste homogène, exception faite pour les deux épidermes, formés de cellules assez grosses, souvent quadrangulaires et qui se divisent dans le sens de la hauteur. A ce stade, et aussi bien pour la feuille que pour la galle, les cellules épidermiques sont plus hautes que larges et leur paroi est très mince (fig. 13).

Les faisceaux vasculaires sont rares, et chacun d'eux se réduit souvent à un seul vaisseau spiralé.

De chaque côté de la galle et la séparant en quelque sorte de la feuille, se trouve une zone de cellules en voie de multiplication active. Le cloisonnement des cellules se fait en largeur plus souvent qu'en



Fig. 13. — Détail de la paroi de la galle témoin; gr. : 410/3.



Fig. 14. — Détail de la paroi de la galle piquée; gr. : 410/3.

hauteur. Au-dessous de cette zone s'allongent les cellules de la galle inférieure, étirées parallèlement au canal; celui-ci est obstrué en partie par des poils renflés en massue.

Si l'on compare au témoin une galle piquée de la série correspondante (fig. 12) on constate chez cette dernière une notable augmentation de volume due particulièrement à un accroissement en largeur.

La cavité centrale est vide; la larve a disparu sans qu'on puisse repérer ses restes; on trouve quelquefois une petite granulation sèche et noirâtre collée à la paroi, mais qu'il n'est pas possible d'identifier.

L'examen d'une coupe longitudinale de la galle piquée révèle quelques modifications anatomiques; les cellules de l'épiderme sont toujours de grosse taille par rapport au tissu sous-jacent, mais elles tendent à se développer plus en largeur qu'en hauteur.

L'assise cellulaire située immédiatement sous chaque épiderme se régularise en prenant l'aspect d'une assise sous-épidermique surtout

du côté de la cavité larvaire. Dans l'épaisseur du parenchyme la multiplication est arrêtée. Par rapport à la galle normale, il semble qu'il y ait eu un développement plus complet des cellules existantes, mais sans que leur nombre ait beaucoup augmenté. Le tissu vasculaire est un peu plus abondant et les vaisseaux spiralés sont de plus grand diamètre. Un caractère très spécial est la présence de gros oursins d'oxalate de calcium disséminés dans le parenchyme; ces oursins occupent chacun une cellule qu'ils remplissent presque entièrement; sur les côtés de la galle, ils forment des files parallèles de trois à cinq gros cristaux ayant la structure caractéristique des mâcles (fig. 14).

Stade II. — Age minimum de la galle témoin : 4 jours (fig. 15). La galle commence à faire saillie à la face supérieure du limbe; cette saillie est une simple voussure provoquée par l'active multiplication de la partie la plus externe du mésophylle; elle entraîne un changement

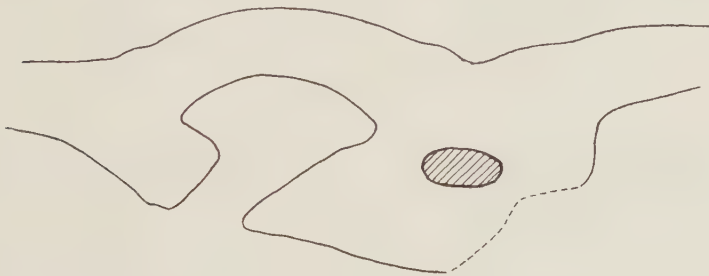


Fig. 15. — Schéma de la galle témoin; gr. : 55/3.

de forme de la cavité gallaire dont le plafond se bombe à son tour. Le canal d'accès se feutre de poils abondants, d'abord coniques, puis cylindriques ou renflés en massues.

La structure de la paroi gallaire est toujours très simple (fig. 17); le parenchyme prolifère avec rapidité, les cellules serrées les unes contre les autres n'ont pas de contour régulier; les deux épidermes se cloisonnent activement et dans le sens de la hauteur.

De chaque côté de la galle, on voit croître la zone de cellules signalée au stade I et qui sépare les tissus gallaires des tissus normaux du limbe.

Cette zone est constituée par deux bandes d'éléments plus ou moins rectangulaires, de petites dimensions, et disposés en file. Elle paraît provenir de la division du tissu palissadique; elle en occupe la place et s'étend sur une longueur correspondant à celle du tissu palissadique

normal qui lui, est adjacent. Cette zone se divise activement et par des cloisonnements perpendiculaires. Sa place se révèle à l'extérieur par une très légère saillie qui encercle la base de la galle; elle correspond à

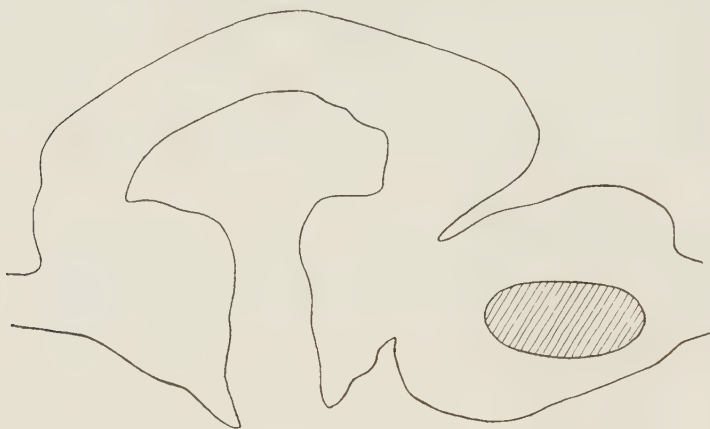


Fig. 16. — Schéma de la galle piquée; gr. : 55/3.

l'endroit où se formera par la suite, un bourrelet sclérenchymateux.

Sous cette zone, commencent les grandes cellules allongées qui constituent les parois de la galle inférieure.

La galle piquée (fig. 16) présente par rapport au témoin un accroissement de volume assez considérable; son profil est plus net du fait qu'elle commence à se détacher du limbe par suite d'un repli qui apparaît en premier lieu du côté de la nervure et qui tend à devenir annulaire.

L'épaisseur de la paroi (fig. 18) est constituée par du parenchyme de plus en plus abondant; les éléments ne diffèrent pas sensiblement comme taille de ceux du témoin, mais ils sont plus nombreux.

Les bandes de cellules qui séparent la galle du limbe font maintenant un bourrelet irrégulier, bien visible autour de l'excroissance.

On observe quelques rares mâcles d'oxalate de calcium dans la galle proprement dite, mais il y a une curieuse localisation de ce sel dans la région du bourrelet et la galle inférieure. Les cristaux sont alors d'aspect varié; les plus petits sont monoclines et logés à plusieurs dans la même cellule; les plus gros sont des cristaux radiés dont la cristallisation paraît s'être produite en deux temps; ils occupent chacun une cellule. Un certain nombre d'entre eux sont disséminés sans ordre

apparent, mais la majeure partie est disposée en files obliques allant du bourrelet vers l'orifice du canal.

Une coupe transversale (fig. 19), faite dans une galle piquée de la même série que la précédente, ne témoigne pas d'une différenciation cellulaire plus accentuée, par rapport au témoin, sauf en ce qui concerne les faisceaux libero-ligneux qui sont plus nombreux et répartis en cercle autour de la cavité centrale. Dans leur voisinage, on peut constater la présence de très gros cristaux d'oxalate, presque tous radiés.

Leur partie centrale se distingue très nettement de la couronne périphérique, elle apparaît beaucoup plus sombre au microscope et



Fig. 17. — Détail de la paroi de la galle témoin; gr. : 410,3.

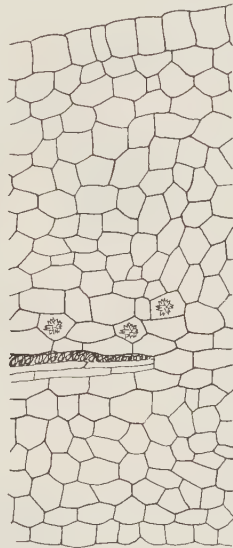


Fig. 18. — Détail de la paroi de la galle piquée; gr. : 410,3.

semble hérissée de petites pointes comme une mâcle. De cette petite sphère rugueuse se détachent des cristaux allongés, clairs et brillants, disposés régulièrement en rayons et formant une sorte de couronne dentelée sur son bord externe (fig. 20).

De l'étude de ces deux premiers stades, il ressort que la prolifération cellulaire ne cesse pas immédiatement après la suppression de la larve. Il y a une augmentation sensible du volume de la galle, dû au développement du parenchyme, mais il n'y a pas lieu de signaler l'apparition de tissus nouveaux ni de modifications anatomiques spéciales.

L'abondance de l'oxalate est consécutive à la disparition du galli-
cole; il est à remarquer que les cristaux se forment et se localisent pour
la plupart dans le champ d'action de la larve; cette dernière ayant

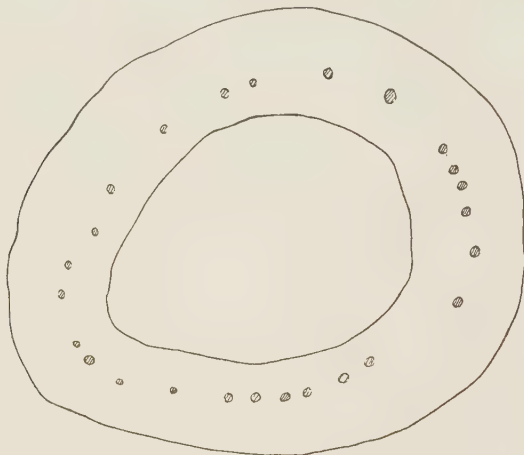


Fig. 19. — Schéma de la coupe transversale d'une galle piquée; gr. : 55/3.

encore une partie du corps engagée dans le canal central au moment
où la galle commence à faire saillie à la face supérieure du limbe.



Fig. 20. — Détail de la paroi d'une galle piquée; gr. : 410/3.

Stade III : Age minimum de la galle : 5 jours.

Ce stade correspond à une période d'évolution très rapide qui se place entre le 2^e et le 3^e jour suivant l'apparition de la galle proprement dite.

Il est peu favorable à l'expérimentation; d'une part, la larve très petite est difficile à atteindre, car après avoir pénétré dans la loge gallaire, elle s'est collée sur la paroi latérale et vers la base de la cécidie; dans tous les cas de piqûre l'aiguille produit des lésions assez profondes

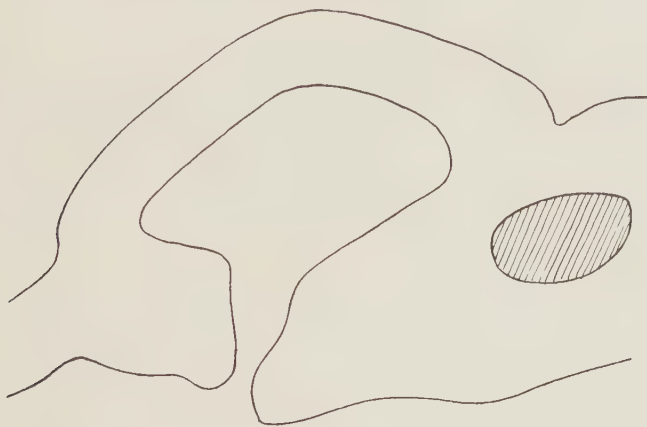


Fig. 21. — Schéma d'une coupe longitudinale dans la galle témoin; gr. : 55/3. Stade III.

dont on ne peut déterminer la répercussion sur la croissance de la galle. D'autre part, c'est une période de grande activité pour le parasitisme secondaire.

Au stade III (fig. 21 et 22), la forme du *témoin* est toujours conique; il n'y a pas de pointe au sommet; la multiplication cellulaire est très active; il en résulte des plaques d'éléments très petits, intercalés entre des cellules beaucoup plus grosses et orientés en tous sens (fig. 23); il n'y a pas encore de différenciation nette dans le parenchyme, toutefois les cellules sont un peu plus développées vers l'extérieur que vers l'intérieur de la galle.

Le tissu vasculaire croît rapidement, les faisceaux sont nombreux, mais composés d'un petit nombre de vaisseaux.

Les deux épidermes suivent le développement gallaire et continuent à se cloisonner en hauteur.

On remarque, dans la région qui correspondra plus tard à la zone de décollement, une faible quantité d'oxalate de calcium, sous forme de cristaux monoclines de taille réduite, et offrant pour la plupart une face losangique (fig. 24).

A ce stade d'intense activité cellulaire, la larve grossit vite; elle est agile et robuste, et peut continuer à vivre plusieurs heures après avoir été sortie de sa loge.

Les galles *piquées* à cette période subissent une augmentation de volume assez sensible par rapport au témoin; les cellules du parenchyme se développent de plus en plus et montrent l'ébauche d'une différenciation.

Le tissu vasculaire est d'un calibre un peu plus gros que celui du témoin. Mais ce qui caractérise ces galles, c'est l'envahissement de leur paroi par d'énormes cristaux radiés d'oxalate de calcium. Ces cristaux forment de longues files, parallèles aux vaisseaux du bois et situées du même côté que lui; on en trouve dans toute la hauteur de la galle. L'accumulation de l'oxalate paraît atteindre son maximum à ce moment (fig. 25 et 26).

Cette constatation n'est pas spéciale aux galles soumises à l'expérimentation; des galles non piquées, mais arrêtées dans leur développement au même stade de croissance montrent des files identiques de cristaux radiés, montant de la base au sommet de l'excroissance. Il s'agit, bien entendu, de galles dans lesquelles la larve de *Mikiola* a disparu mais n'a pas été remplacée par un parasite secondaire.

Parmi les galles piquées faisant partie de cette troisième série, il s'en est trouvé plusieurs qui méritent une mention particulière; la loge centrale est vide, mais la forme de la galle correspond à un degré de croissance relativement avancée; ce qui laisse à penser qu'un parasite secondaire est intervenu pendant un laps de temps assez court.

Ces galles ont à leur sommet une pointe très développée, formée de cellules, allongées et orientées suivant la hauteur de la cécidie. En outre, on observe dans le parenchyme et au voisinage du tissu vasculaire, une zone épaisse jaune orangée, constituée par des cellules pleines de fines gouttelettes qui noircissent sous l'action de l'acide osmique. Près de cette zone et vers l'extérieur se trouvent de gros cristaux radiés (fig. 27).

Toujours dans cette troisième série, nous avons récolté des galles vides dont la paroi interne présente des saillies qui festonnent en quelque sorte tout le pourtour de la loge. Nous croyons qu'il s'agit, encore là, d'une modification provoquée par le passage d'un parasite

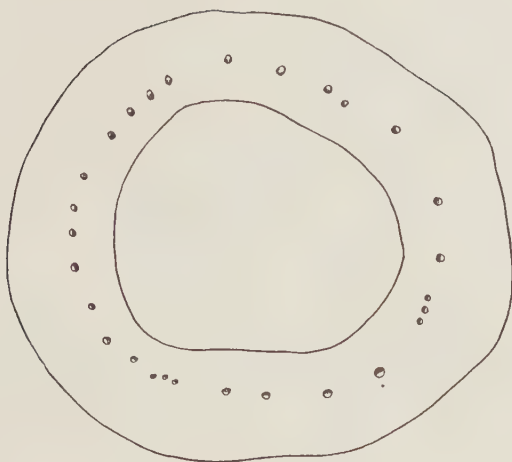


Fig. 22. — Schéma d'une coupe transversale dans la galle témoin; gr. : 55 3. Stade III.

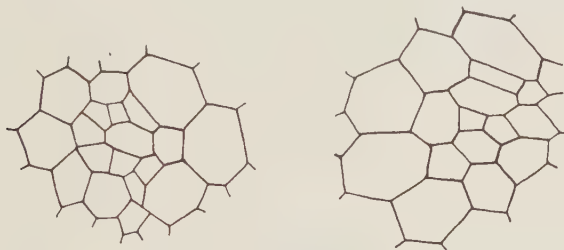


Fig. 23. — Détail de la multiplication cellulaire.

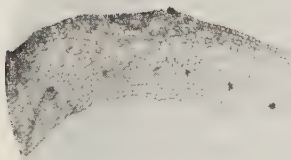


Fig. 24. — Photo de la paroi de la galle témoin; gr. : 40.



Fig. 25. — Schéma d'une galle piquée; gr. : 55/3.



Fig. 26. — Schéma d'une coupe faite dans l'épaisseur de la paroi; gr. : 55.3.

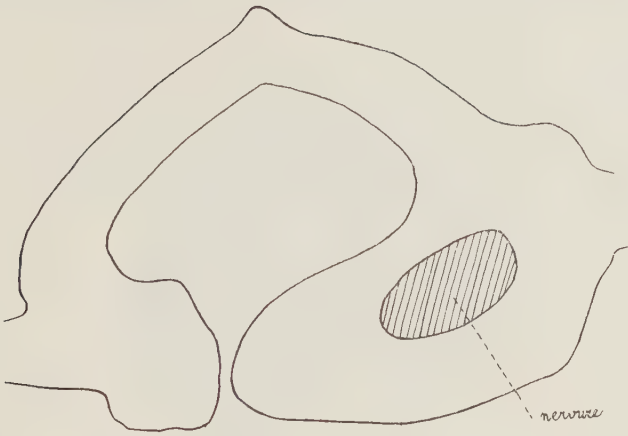


Fig. 27. — Schéma d'une galle piquée; gr. : 55/3.

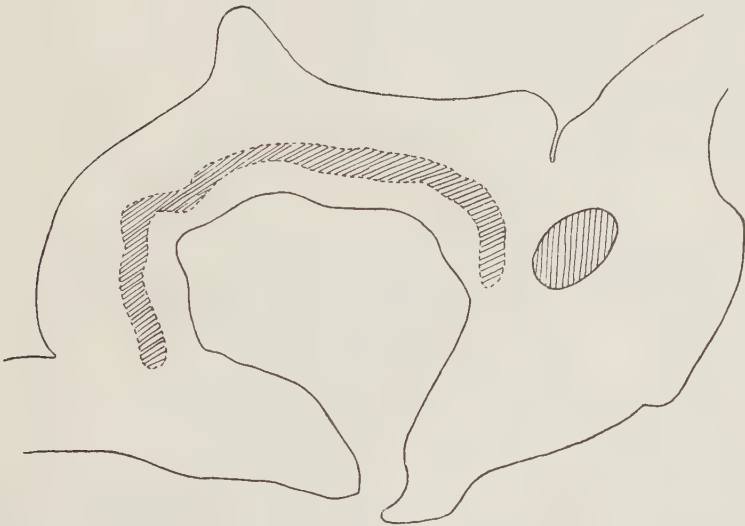


Fig. 28. — Coupe transversale dans une galle piquée; gr. : 55/3.

secondaire; d'autant plus que nous l'avons observée dans des galles non piquées chez lesquelles un parasite (*Platynochaetus Ericksoni* Westw.?) occupe la place de la larve primitive (fig. 28).

Stade IV : Age minimum du témoin : 6 jours (fig. 29).

A partir du 6^e jour, on voit se former au sommet de la galle témoin une pointe qui s'allongera de plus en plus par la suite et qui provient de l'élongation des cellules du parenchyme situé en cet endroit.

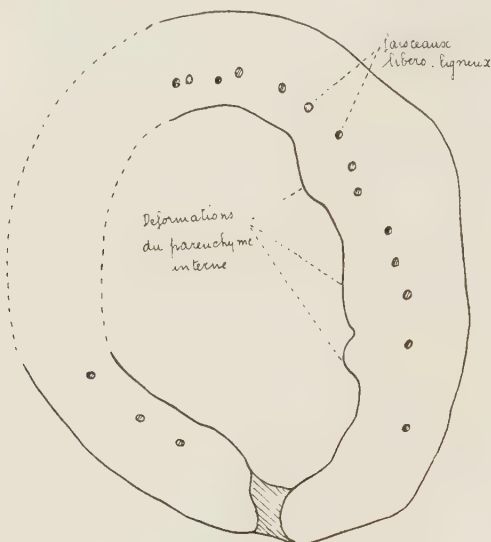


Fig. 29. — Schéma d'une galle témoin. Stade IV; gr. : 55/3.

Dans l'épaisseur de la paroi (fig. 30), la différenciation devient très nette; les cellules de la périphérie sont beaucoup plus grosses que celles qui entourent la cavité gallaire et certaines commencent à s'allonger dans le sens radial. A cette période on peut distinguer dans le parenchyme une zone externe et une zone interne.

La zone externe se caractérise par l'hypertrophie progressive de ses cellules, alors que la zone interne est le siège d'une active multiplication en tous sens (fig. 31).

De plus, le parenchyme externe tend à épaissir ses parois en commençant par les assises situées sous l'épiderme; le parenchyme interne conserve ses parois minces.

Les faisceaux vasculaires renferment un plus grand nombre d'éléments, ceux-ci ayant un diamètre légèrement supérieur à celui du stade précédent; les vaisseaux du bois sont toujours spirales.

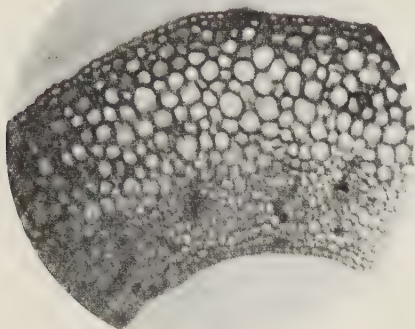


Fig. 30. — Photo de la paroi de la galle témoin. Stade IV; gr. : 77.

Alors que l'épiderme supérieur est nettement distinct en raison de ses petites dimensions, l'épiderme inférieur se confond de plus en plus avec les cellules sous-jacentes.

Les galles *piquées* (fig. 32 et 33) à cette période témoignent d'une augmentation de volume par rapport au témoin, mais cette augmentation est moins importante que dans les stades précédents; ce qui est l'indice d'un ralentissement dans l'activité cellulaire. La différenciation

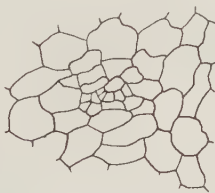


Fig. 31. — Multiplication dans la zone interne du parenchyme; gr. : 410/3.

des tissus est néanmoins plus accentuée que dans le témoin; le parenchyme externe commence à s'allonger dans le sens radial et à prendre une place importante dans l'épaisseur de la paroi. Par contraste, le

parenchyme interne paraît plus réduit que dans le témoin, mais ses cellules tendent à se régulariser; toutefois elles ne parviennent pas à la forme rectangulaire caractéristique du tissu normal adulte, et ne

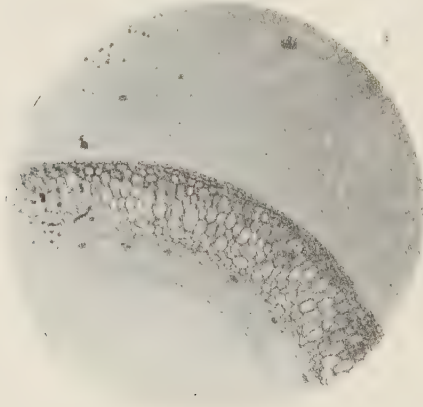


Fig. 32. — Photo de la paroi d'une galle piquée; gr. : 40.

forment pas encore des assises concentriques autour de la cavité gallaire.

L'épaississement des parois cellulaires est nul pour le parenchyme

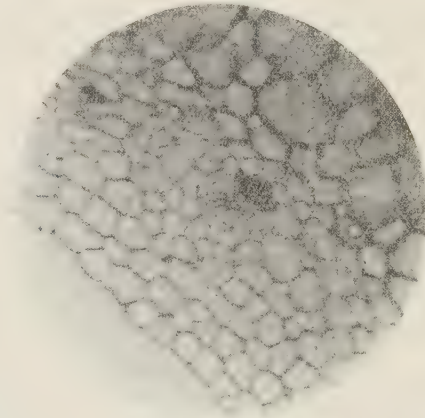


Fig. 33. — Détail de la zone interne de la paroi gallaire; gr. : 205.

interne, mais il est très apparent pour le parenchyme externe et d'autant plus visible, qu'on se rapproche de l'épiderme supérieur; ce dernier est cutinisé. La quantité d'oxalate est moins abondante qu'au stade précédent; les cristaux se localisent au voisinage des vaisseaux ligneux; leur forme évolue et l'on voit apparaître des cristaux monoclines parmi les grands cristaux radiés qui sont moins nombreux.

C'est à ce quatrième stade qu'on commence à trouver sur les feuilles de hêtre des galles coniques, très effilées, rappelant par leur forme les acarocécidies du tilleul; Focken a cru qu'il s'agissait là d'une période d'élongation de la galle normale et pendant laquelle l'accroissement se ferait d'une seule venue jusqu'à 5 à 6 millimètres de hauteur pour une largeur de 2 millimètres. Nous verrons par la suite, que cette forme particulière se rapporte à l'action d'un parasite secondaire s'exerçant après la disparition de la larve de *Mikiola*.

Stade V : Age minimum du témoin : 9 jours.

Le *témoin* a déjà sa forme définitive, bien qu'il ne mesure pas plus de la moitié de sa hauteur totale à l'état adulte. La paroi est très nettement différenciée; la zone externe de parenchyme est formée de gros éléments, allongés dans le sens radial, ayant des parois épaisses; la zone

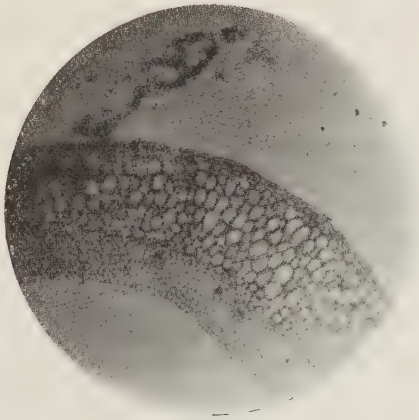


Fig. 34. — Photo de la paroi d'une galle piquée; gr. 40.

interne s'oppose à la précédente par la petite taille et les parois minces de ses cellules. Les faisceaux libéro-ligneux sont répartis régulièrement autour de la loge centrale,

Les *galles piquées* ne diffèrent pas beaucoup du témoin; l'augmentation de volume après la piqure devient de moins en moins sensible. La différenciation cellulaire n'est guère plus avancée que dans la galle normale; toutefois il y a lieu de signaler une couronne de cellules renfermant de l'oxalate et située à la séparation des deux zones de parenchyme; les plus grosses sont cloisonnées en plusieurs loges dans lesquelles se trouvent des petits cristaux d'une seule pièce. Les cristaux radiés sont très rares (fig. 34 et 35).

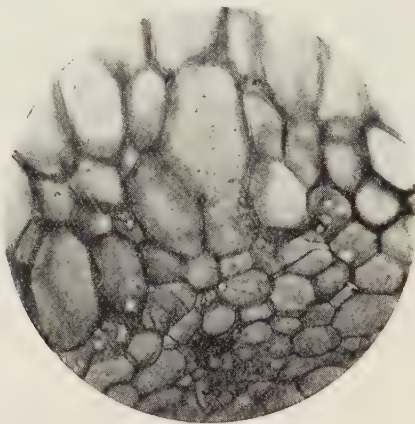


Fig. 35. — Détail de la paroi, montrant les cristaux d'oxalate de calcium; gr. : 205.

Stade VI : Age du témoin : 13 jours.

A ce stade, le *témoin* est bien différencié, l'épiderme supérieur est constitué par une assise de très petites cellules aplaties sous lesquelles on voit une ou deux assises sous-épidermiques; ces dernières sont formées d'éléments assez gros, dont la plus grande dimension est parallèle à celle de l'épiderme.

On observe, ensuite, un parenchyme externe à grandes cellules allongées dans le sens radial et à parois épaisses. Le parenchyme interne présente huit à dix rangées de petites cellules quadrangulaires qui tendent à devenir de plus en plus régulières et à former des couches concentriques autour de la loge centrale. Les faisceaux vasculaires ne diffèrent guère de ceux d'une galle adulte.

Dans l'ensemble, l'évolution est presque terminée; il ne reste plus à la galle, pour parvenir à maturité, qu'à augmenter encore un peu les

dimensions de ses cellules en particulier celles du parenchyme externe, et à solidifier les parois des tissus dits « de protection ».

Les *galles piquées* (fig. 36 et 37) correspondantes ne témoignent pas d'un accroissement visible, et diffèrent très peu des galles piquées

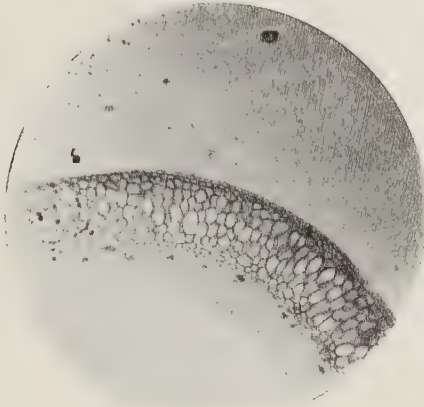


Fig. 36. — Photo de la paroi d'une galle piquée; gr. : 40.

du stade précédent. La disparition tardive de la larve gallicole se manifeste seulement par la présence de cristaux d'oxalate, de structure simple et dont le nombre se réduit progressivement jusqu'à être nul.

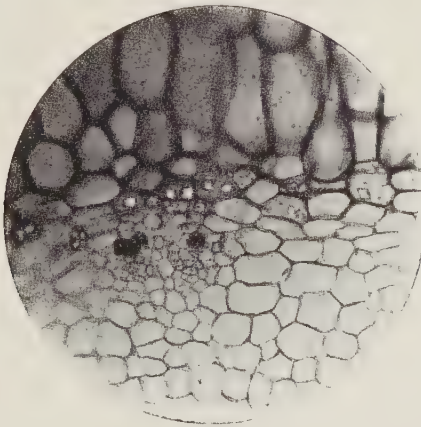


Fig. 37. — Détail de la paroi montrant les cristaux d'oxalate de calcium; gr. : 205.

Par la suite, l'expérimentation ne donne plus de résultats appréciables; les galles témoins continuent à se développer, mais les galles piquées restent dans l'état où elles étaient le jour de la piqure.

Cette absence de réaction peut être observée à partir du 14^e ou du 15^e jour d'existence de la galle, mais seulement dans le cas où la disparition de la larve est due à un procédé expérimental.

Dans la nature l'arrêt de croissance se produit pour un âge moins avancé; dans ce dernier cas comme dans le précédent, le développement de la galle après la piqure coïncide toujours avec la présence d'une certaine quantité d'oxalate de calcium; quand, après la piqure, la galle ne se développe plus, on ne rencontre plus d'oxalate dans les cellules.

Nous avons cherché à établir le rapport existant entre la disparition de la larve cécidogène et l'apparition de l'acide oxalique dans les tissus gallaires. D'après les expériences faites par M. Molliard (48) sur le *Sterigmatocystis nigra* l'acide oxalique « résulte d'une réaction des cellules végétales vis-à-vis d'une tendance à l'alcalinité du milieu » conclusion applicable aux plantes supérieures.

D'après Wehmer (62) et Amar (3) l'acide oxalique se formerait dans le végétal suivant ses besoins et lui permettrait, lorsque la quantité de chaux absorbée dépasse la proportion nécessaire au développement, d'immobiliser l'excès nuisible sous forme d'oxalate de calcium.

Si la larve est supprimée très jeune, l'oxalate se produit en abondance et sous forme de grands cristaux radiés et de mâcles; si la suppression est plus tardive on voit apparaître des cristaux simples ayant l'aspect de prismes tronqués, de tablettes rhomboïdales avec des arêtes vives; enfin, si la larve est supprimée plus tardivement encore, vers le 15^e jour, les cristaux n'ont plus d'angles nets ni aucune forme définie.

Ces faits sont certainement en rapport avec les modifications causées par la piqure dans le métabolisme cellulaire.

D'après les expériences de Köhl (26) relatives à la production d'oxalate de Ca sous différentes formes, si l'on fait un mélange de chlorure de Ca et d'acide oxalique, on obtient des cristaux monoclines en solution très acide, et des cristaux quadratiques en solution alcaline, neutre ou faiblement acide. Les cristaux sont d'autant plus gros que la solution de chlorure de Ca est plus concentrée. Les sphérites se forment à côté des cristaux quadratiques dans les mêmes conditions que ceux-ci; ils apparaissent seuls dans les solutions fortement alcalines.

D'après ces résultats, on peut se demander si l'abondance, la forme et la grosseur des cristaux observés dans les galles piquées ne sont pas en rapport avec le degré d'alcalinité du protoplasme.

La consistance mucilagineuse du milieu paraît influencer sur la production de l'oxalate en formes simples; nous avons observé au voisinage des faisceaux libero-ligneux des cellules renfermant chacune une masse ovoïde transparente dans laquelle se trouve inclus un petit cristal d'oxalate à face losangique régulière; nous n'avons jamais trouvé de cristaux plus complexes associés à d'autres substances et formant une masse distincte dans le sac cellulaire.

En fait, la suppression de l'agent cécidogène du 1^{er} au 6^e jour qui suit l'apparition de la galle (stades I, II, III) entraîne une formation abondante de cristaux radiés; entre le 5^e et le 6^e jour se place un maximum d'oxalate correspondant au stade III; si l'on tue le gallicole à ce moment, la production des gros cristaux radiés s'intensifie.

Du 6^e au 15^e jour (stades IV, V, VI) la quantité d'oxalate diminue progressivement; les cristaux radiés font place peu à peu à des cristaux plus simples et de petites dimensions; vers le 12^e jour, les premiers ont complètement disparu. Après le 15^e jour, il n'y a plus formation d'oxalate cristallisé.

Il est intéressant de noter que dans la feuille portant une galle normale, habitée et non piquée, on trouve des mâcles d'oxalate de calcium dans le parenchyme foliaire avoisinant la galle, mais on n'en trouve jamais dans les tissus constituant les parois gallaires.

Une des conséquences de la suppression de la larve est donc l'apparition abondante d'oxalate de calcium dans les parois de la galle. Cette accumulation d'oxalate, si on admet qu'elle est en rapport avec une augmentation de l'alcalinité des tissus, permettrait d'attribuer une certaine acidité aux sécrétions larvaires.

Cette acidité pourrait s'expliquer uniquement par la nutrition de la larve : Beyerinck (9) a signalé la disparition de l'amidon dans les cellules voisines du gallicole; Cosens (13) a montré que l'amidon se transformait en sucre sous l'action de la salive de certaines larves cécidogènes.

Dans ces conditions, la larve serait en mesure de dégrader l'amidon; il n'est donc point impossible qu'au cours de cette dégradation, apparaissent des acides organiques libres qui, d'après Wehmer (62) empêcheraient la formation d'acide oxalique.

En résumé : la suppression expérimentale de la larve cécidogène entraîne toujours l'arrêt du développement gallaire. Toutefois cet arrêt, n'est pas brutal, et la galle peut subir un léger accroissement de volume

d'autant plus sensible que la larve est plus jeune au moment de la piqure. A cet accroissement correspond une différenciation un peu plus marquée des tissus, mais on ne peut signaler l'apparition de formes cellulaires spéciales. Les galles piquées renferment toujours de gros cristaux d'oxalate de calcium dans leurs parois; cette formation paraît être générale à toutes les diptéroécidies n'ayant pas eu une évolution normale; nous l'avons observée sur d'autres espèces de galles; entre autres sur les galles de *Harmandia tremulæ*, *Perrisia affinis*, etc...

Dans la nature, la disparition de la larve se produit en général au début de l'évolution gallaire; de ce fait la galle a une croissance très réduite et sa taille atteint rarement la moitié d'une galle normale.

Par l'expérimentation, la suppression de la larve peut se faire plus tardivement, et l'on obtient alors des galles qui, bien qu'arrêtées dans leur développement, sont plus grosses que les précédentes.

D'autre part, nous n'avons jamais observé le cas signalé par Küster (28), des galles dans lesquelles le *Mikiola* avait disparu, mais dont la cavité centrale était comblée presque entièrement par « un tissu de remplissage », nous restons donc sur cette conclusion que la disparition de la larve cécidogène entraîne toujours l'arrêt du développement de la galle; le léger accroissement qui survient après la piqure ne pouvant être, en aucun cas, considéré comme provenant de tissus nouveaux dus à « des processus de développement qui restent étouffés tant que les excitations des insectes gallicoles restent actives. »

CHAPITRE II

COMPARAISON DES GALLES PIQUÉES AVEC LA GALLE NORMALE ADULTE

Les galles normales, récoltées le 30 mai, étaient âgées de 30 jours comme les galles piquées à des intervalles différents, mais contrairement à ces dernières, elles avaient presque atteint leur taille définitive correspondant aux dimensions suivantes :

Hauteur à partir du limbe : 8 à 9 millimètres.

Largeur dans la partie la plus renflée : 5 à 6 millimètres.

Épaisseur maximum de la paroi : 1 mm. 5.

Elles avaient la forme souvent décrite d'une petite bourse ovoïde, pointue au sommet, étranglée à la base. La partie de la galle, située à

la face inférieure de la feuille, était tronc-conique et mesurait en moyenne 2 mm. 5 à 3 millimètres de largeur pour 2 millimètres à 2 mm. 5 de hauteur. Ces galles n'avaient pas encore la couleur brune des galles mûres ni la consistance ligneuse qu'elles acquièrent lentement pendant l'été; la plupart d'entre elles étaient vertes, les autres rougeâtres ou lie de vin suivant l'abondance de l'anthocyane; leur surface lisse et luisante montrait assez souvent des petites saillies dues à des piqûres peu profondes de parasites externes. Chacune de ces galles renfermaient une larve à l'état de nymphe sous forme d'un petit fuseau jaune-clair, de consistance assez dure, collée à la paroi, vers la base de l'excroissance.

Nous allons successivement décrire une coupe transversale, puis une coupe longitudinale faite dans le témoin.

A Coupe transversale (fig. 38 et 39).

Cette coupe a été prise dans la partie la plus renflée de la galle, à peu près à mi-hauteur.

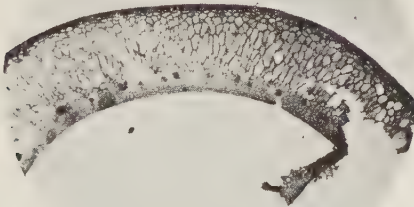


Fig. 38. — Photo de la paroi d'une galle témoin; gr. : 14.

La paroi, d'épaisseur régulière, est recouverte d'un épiderme très mince qui est la continuation de l'épiderme supérieur du limbe; comme celui-ci, il est formé de petites cellules aplaties étirées parallèlement au grand diamètre de la galle; leurs parois sont minces sur les faces latérales et plus épaisses sur les deux autres; cet épiderme, dépourvu de stomates est recouvert d'une faible cuticule enduite elle-même d'une

cire transparente. En raison de son peu d'épaisseur, il s'arrache facilement au rasoir; cela explique son absence dans la plupart des dessins représentant cette coupe.

La face interne de la paroi n'a pas d'épiderme proprement dit, l'assise cellulaire qui tapisse la cavité centrale gardant les mêmes caractères que les assises qui la précèdent; de ce fait, on n'observe jamais de stomates, contrairement à ce qui a été souvent dit.

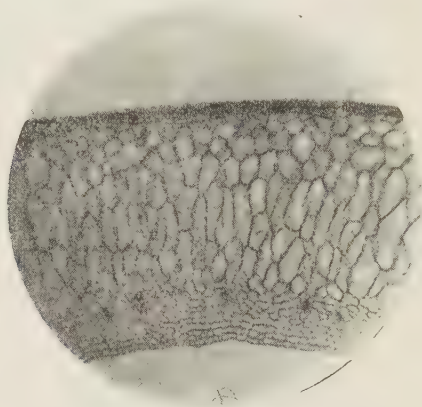


Fig. 39. — Détail de la paroi d'une galle témoin; gr. : 40.

La largeur de la paroi est constituée par du parenchyme différencié en deux zones d'aspect très différent.

La zone externe forme une couche représentant les $\frac{4}{5}$ ^e de l'épaisseur totale; la zone interne qui occupe le $\frac{1}{5}$ ^e restant est formée de petits éléments à parois minces, on la désigne parfois sous le nom de couche nourricière, alors que la première est appelée zone protectrice.

La zone externe est constituée par huit à dix assises de parenchyme d'aspect variable suivant la place qu'il occupe. Immédiatement sous l'épiderme, il présente trois à quatre assises de cellules polygonales, le plus souvent irrégulières et dont la grosseur va en croissant de l'extérieur vers l'intérieur; leurs parois sont lignifiées.

Les assises cellulaires qui suivent sont les plus importantes, quant à la taille des éléments qu'elles réunissent. Ceux-ci sont de grands polyèdres allongés dans le sens radial et souvent quatre à cinq fois plus longs que larges; leur membrane très épaisse, présente de nom-

breuses ponctuations correspondant à l'orifice de petits canaux inter-cellulaires d'autant plus visibles que la galle est plus âgée.

L'épaississement et la lignification des parois commencent tôt, et se poursuivent très tard, parfois même après la chute de la galle.

Les deux dernières assises du parenchyme sont de dimensions plus réduites et rappellent par leur forme les couches sous-épidermiques. L'ensemble du tissu est très compact et résistant, d'où le nom qui lui est souvent donné de tissu de protection.

Plusieurs auteurs, dont A. Mühldorf, signalent ensuite la présence de cellules à parois très épaisses, à cavité réduite; on verra par la suite qu'une couronne de sclérenchyme existe dans les galles vides ou habitées par un parasite secondaire, mais qu'elle ne s'observe pas dans les galles à évolution normale.

La zone interne est formée de huit à dix assises dont la disposition régulière s'accroît avec la maturité. Ces assises comprennent des rangées de petites cellules, tendant à devenir rectangulaires.

Leur grand axe est perpendiculaire à celui des cellules de la zone externe et parallèle à celui de l'épiderme. Leurs parois sont minces et non lignifiées, on observe encore entre elles quelques méats.

La dernière assise qui ne se différencie pas des précédentes couvre la cavité gallaire. Toutes ces cellules sont riches en protoplasme. Normalement ce tissu nourricier demeure en bon état pendant toute l'existence de la galle; il n'est ni arraché ni déchiqueté jusqu'à disparition complète comme dans les galles de cynipides.

Les faisceaux libero-ligneux, de grosseur variable, sont logés dans la partie supérieure du parenchyme interne et sont régulièrement répartis autour de la cavité centrale. Toutefois les coupes faites près de la base gallaire révèlent une dissymétrie dans la vascularisation; la partie située le plus près de la nervure du limbe ayant des faisceaux plus nombreux et plus épais.

Dans chaque faisceau le bois est composé uniquement de vaisseaux spiralés dont le calibre est à peu près constant mais dont le nombre varie : cinq à six pour un petit faisceau, quinze à dix-huit pour un gros.

Le liber, situé du côté de la cavité centrale, est plus abondant, mais de dimensions toujours réduites. On compte en moyenne vingt-cinq à trente tubes criblés serrés les uns contre les autres et formant une masse compacte accolée en bois. Sur la coupe photographiée, on compte trente-cinq faisceaux, mais dans son ensemble, le tissu vasculaire n'occupe qu'une très petite place dans la paroi gallaire.

La loge centrale est toujours très propre, sans traces de déchets d'aucune sorte. Ses dimensions sont considérables par rapport à celles de la larve gallicole; ce qui détruit l'opinion souvent émise d'une proportionnalité entre le volume de la cavité gallaire et celui de la larve qui l'habite. Chez les galls de cynipides, telle la galle de *Dryophanta divisa*, la larve, qui est grosse et molle, occupe complètement la loge centrale; pour la galle de Mikiola, la larve minuscule est logée dans une cavité beaucoup plus grande que la précédente, ce qui augmente encore la disproportion entre le parasite et son habitat.

B Coupe longitudinale (fig. 40).

Cette coupe passe par le centre de la galle et le canal situé dans la partie inférieure.

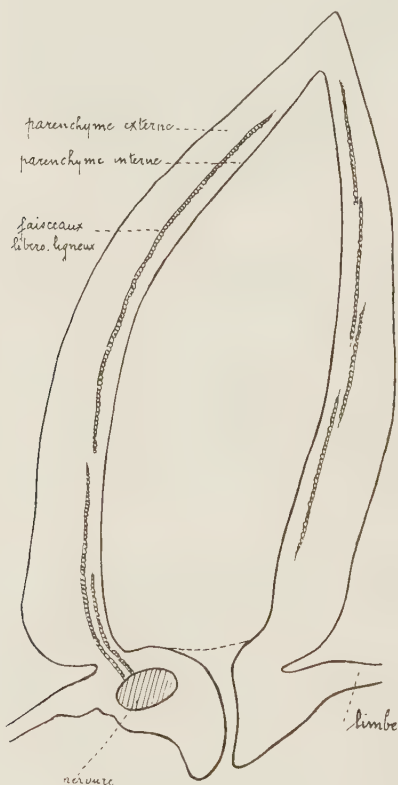


Fig. 40. — Schéma d'une galle normale adulte; gr. : 55/3.

La paroi est d'épaisseur variable; elle atteint son maximum vers la base et s'amincit vers le sommet. Elle s'étrangle au niveau du limbe, offrant ainsi une moindre résistance au décollement. On distingue à première vue les deux régions observées dans la coupe transversale, l'une externe, résistante, occupant les $4/5^e$ de l'épaisseur de la paroi, l'autre interne à parois minces. Une étude plus attentive permet de voir à la surface de la galle un épiderme très étroit, formé d'une assise de petites cellules basses et allongées dans le sens longitudinal.

Selon Fockeu (16) cet épiderme gallaire s'arrête au fond du sillon qui rétrécit la base de la galle et l'épiderme du limbe commence en ce point avec des caractères distincts : cellules isodiamétriques à parois relativement fines alors que les cellules gallaires sont aplaties, à parois épaisses et cutinisées.

De l'observation des coupes que nous avons faites, il ne semble pas qu'il y ait lieu d'établir une démarcation entre l'épiderme de la feuille et celui de la galle. Pendant la croissance gallaire, ils sont identiques et c'est seulement à l'automne que l'épiderme s'épaissit et se cutinise aussi bien pour la cécidie que pour le limbe.

Sous cet épiderme s'étend la zone de parenchyme externe formée de huit à dix assises cellulaires, rarement plus. Les deux premières assises ont des éléments allongés parallèlement à l'épiderme; les deux suivantes ont des cellules beaucoup plus grosses, polygonales, aussi hautes que larges; elles précèdent des cellules de grandes dimensions, de forme hexagonale très allongée; chez certaines la hauteur est cinq fois plus grande que la largeur. Ces cellules sont perpendiculaires au grand axe de la galle, on les appelle souvent « cellules radiales ».

Les deux dernières assises sont beaucoup plus réduites. L'épaississement et la lignification des parois gagnent progressivement des couches superficielles vers les couches profondes. — Les cellules hexagonales atteignent leur plus grand développement dans la région moyenne et renflée de la galle; elles font défaut au sommet où le parenchyme externe est représenté par des cellules étroites orientées vers la pointe. Vers la base, elles sont de taille plus réduite et le nombre des assises diminue.

Le parenchyme interne, souvent appelé tissu nourricier est constitué par plusieurs assises de cellules semblables entre elles et de très petites dimensions par rapport aux précédentes. Elles sont plus longues que larges et tendent à devenir rectangulaires, leur grand axe étant parallèle à celui de la galle, la dernière assise qui n'a pas de caractère distinctif tapisse la chambre larvaire.

Les faisceaux libero-ligneux sont des ramifications directes du système vasculaire de la feuille. Ils sont généralement parallèles les uns aux autres, sauf vers le sommet de la galle où ils s'anastomosent fréquemment.

Le bois est représenté par de longs et minces vaisseaux spiralés, le liber par des tubes très étroits, serrés les uns contre les autres.

La vascularisation de la galle n'est pas toujours symétrique; les faisceaux sont souvent plus abondants et mieux développés dans le côté de la galle le plus rapproché de la nervure d'insertion; cette dissymétrie est d'autant plus importante que la galle s'insère sur une plus grosse nervure. Si la galle est au voisinage d'une nervure secondaire, ses faisceaux dérivent de l'ensemble du tissu vasculaire de la nervure. Si la galle est au voisinage d'une nervure principale, ses faisceaux ne proviennent que d'une des deux méristèles supérieures de la nervure et par suite la galle peut avoir un tissu vasculaire moins abondant que dans le cas précédent.

La description qui précède se rapporte à la galle proprement dite, c'est-à-dire à l'excroissance visible à la face supérieure de la feuille; nous allons maintenant dire quelques mots sur la première production gallaire visible à la face inférieure du limbe (fig. 41).

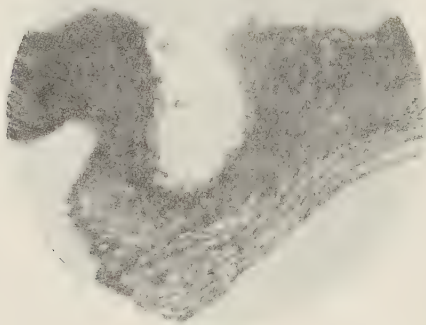


Fig. 41. — Galle normale : partie située à la face inférieure du limbe; gr. : 40.

Cette galle primitive affecte le plus souvent la forme d'un cône plus ou moins tronqué qui présente au sommet un orifice obstrué de poils; une coupe longitudinale montre qu'il existe dans ce tronc de

cône un espace vide qui est la première chambre larvaire et qui communique avec l'extérieur par un canal étroit feutré de poils renflés en massue et quelquefois cutinisés aux abords de l'orifice.

Cette chambre s'ouvre sur la cavité centrale de la galle proprement dite par une ouverture circulaire qui reste longtemps ouverte. Au début de juillet, on peut trouver des galles ayant cette ouverture fermée par une petite toile blanc-grisâtre que la larve tisse au moment de se transformer en pupa.

La chambre primitive a son plafond logé dans l'épaisseur de la feuille; ses parois sont constituées par des cellules étroites et très allongées, et dont le grand axe est parallèle au canal d'accès.

Ces cellules sont d'autant plus étirées qu'elles sont situées vers l'extérieur; les dernières arrivent dans l'épaisseur du limbe, au contact du parenchyme palissadique. Leurs parois sont assez épaisses et laissent voir des canalicules intercellulaires.

Vers la base du cône, on trouve sous ces cellules étroites, des éléments, à contours arrondis et de nature sclérenchymateuse; ils représentent le bourrelet par lequel débute la galle. Au-dessus de ce bourrelet et remontant obliquement vers le sillon annulaire qui rétrécit la base de la galle proprement dite, on observe plusieurs lignées parallèles de petites cellules à parois minces. Leur forme et leurs dimensions réduites permettent de les distinguer facilement des tissus voisins (assise génératrice?) (fig. 42 et 43).

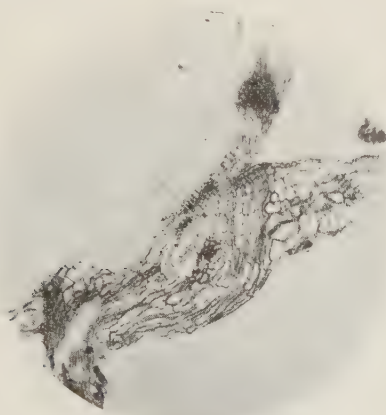


Fig. 42. — Partie inférieure de la galle montrant la région active de multiplication cellulaire et la zone de décollement; gr. : 40.

A la base du cône et vers l'intérieur existent deux enclaves remplies de cellules d'aspect très particulier. Elles sont quadrangulaires pour la plupart; leurs faces latérales sont parfois plissées et souvent obliques par rapport aux deux autres faces rectilignes et parallèles entre elles.

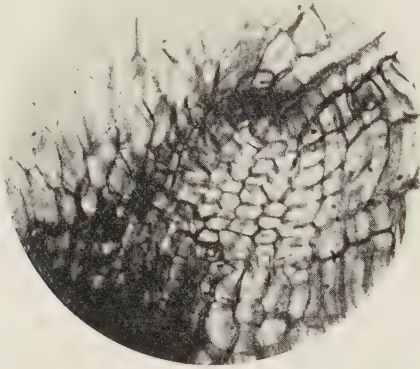


Fig. 43. — Détail de la zone de multiplication; gr. : 205.

Ce qui les caractérise, c'est la minceur extrême de leur paroi qui les rend propres à faciliter le décollement des tissus très résistants entre lesquels elles sont intercalées. Leur ensemble forme une couronne située exactement sous la base de la galle proprement dite (fig. 44).

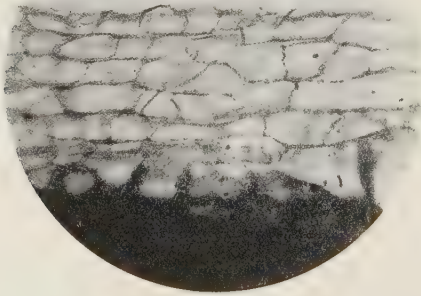


Fig. 44. — Détail de la zone de décollement; gr. : 205.

Sur l'origine de cette zone de séparation, on trouve les renseignements suivants :

D'après Muhldorff (50), l'épiderme supérieur de la feuille se continue entre la galle et le limbe jusqu'à l'assise nourricière; à cet endroit, il fait une fourche et revient sur lui-même pour recouvrir ensuite la galle. Il forme ainsi une bande de cellules étroites, à parois minces entre lesquelles s'insinuent quelques éléments lignifiés provenant de la partie gallaire située sous la feuille.

Cette explication ne paraît guère acceptable du fait que l'épiderme supérieur de la feuille recouvre très exactement le sillon de base de la galle proprement dite, mais qu'il ne pénètre pas plus avant et par suite ne peut s'interposer entre deux tissus.

Selon Ross (58), cette couche de cellules à parois minces, serait un reste du méristème d'où est sortie la galle (gallplastem).

L'étude de cette partie nous permet seulement de dire que cette formation a lieu tardivement, alors que la galle arrive à l'état adulte (28 à 30 jours d'existence) et qu'elle est au voisinage de ces lignées de cellules dont nous avons parlé précédemment et qui paraissent fonctionner en assise génératrice.

A maturité, ce tissu sans résistance, se déchire irrégulièrement, déterminant ainsi la chute de la galle. Il ne reste plus alors à la surface de la feuille qu'une saillie circulaire et dure provenant du bourrelet sclérenchymateux formé dans l'épaisseur du limbe au début de la prolifération cellulaire.

Il est à remarquer que la zone de décollement n'intéresse que la galle proprement dite; le cône situé à la face inférieure du limbe reste généralement fixé à celle-ci et tombe avec la feuille en automne.

Si l'on compare à une galle normale de 30 jours les galls du même âge, piquées à 3 jours, 5 jours, 7 jours etc... on constate d'abord la différence de taille : les galls piquées sont toujours beaucoup plus petites que le témoin.

Lorsque la piqure de la larve est faite tardivement, ces galls peuvent atteindre la moitié de la hauteur d'une galle normale; ce qui ne s'observe que rarement dans la nature; la destruction de la larve cécidogène par un parasite secondaire ne se produit plus en général à partir du 6^e jour de l'apparition de la galle, car à ce moment le canal central est obstrué par un feutrage de poils qui rend l'accès de la loge très difficile aux parasites.

La forme des galles piquées est massive; le sillon de base est à peine marqué, la galle ne s'étant pas élargie au-dessus de cette région. Nous verrons par la suite, que cette forme varie quand un parasite secondaire se substitue à la larve primitive. Quant à la couleur et à la consistance des galles piquées, elles se modifient plus rapidement que dans la galle normale; alors que cette dernière est encore verte et facile à couper à l'ongle, les galles piquées sont déjà brunes et ligneuses.

Les galles arrêtées dans leur développement persistent plus longtemps sur les feuilles; en général, elles ne tombent qu'avec ces dernières, la zone de décollement ne se formant pas. Cette persistance s'observe pour les galles piquées dont la loge ne renferme aucune parasite secondaire; la présence d'un de ceux-ci peut, au contraire, hâter la chute des cécidies; M. Molliard cite le cas des galles de *Mikiola* parasitées par le *Secodes coactus* et qui tombent vers le 15 août, alors que les galles normales tombent en octobre.

La galle normale, en se détachant du limbe, conserve la petite toile blanche tissée par la larve et reste fermée jusqu'à l'éclosion du parasite adulte; les galles piquées demeurent évidemment ouvertes à condition qu'un parasite secondaire ne vienne prendre la place du galli-cole supprimé; dans ce cas, le nouvel hôte peut à son tour fermer la loge centrale en sécrétant une sorte de bouchon brun de consistance ligneuse.

En ce qui concerne les dimensions de la cavité larvaire, la paroi est plus épaisse dans les galles piquées que dans la galle adulte qui sert de témoin. La structure de cette paroi présente un aspect d'autant plus différent que la galle piquée l'a été tout au début de sa croissance.

Dans la galle normale, le parenchyme externe est très développé et peut occuper les $\frac{4}{5}$ ^e de l'épaisseur totale; dans les galles piquées, il n'en occupe que les $\frac{2}{3}$ et encore cette proportion n'est atteinte que dans les cas de piqûres tardives.

Dans la galle normale, le parenchyme externe est formé de « cellules radiales » dont la longueur peut être quatre à cinq fois plus grande que la largeur. Dans les galles piquées, cet allongement radial n'est sensible que très tard et n'atteint jamais de grandes proportions; les cellules les mieux développées ont environ une longueur double de la largeur.

Dans les galles piquées, le parenchyme interne prend plus d'importance que dans le témoin; chez les échantillons piqués très tôt, au moment où la différenciation devient apparente, ce parenchyme interne occupe la moitié de l'épaisseur de la paroi.

Dans la galle normale, il est réparti en assises plus régulières, formées d'éléments plus aplatis et plus larges que dans les galles piquées, mais ces différences sont beaucoup moins apparentes que celles du parenchyme externe.

Dans les galles piquées au 15^e jour et par conséquent les mieux différenciées, on n'observe pas un tissu vasculaire très différent de celui du témoin. Le nombre des faisceaux est à peu près le même, toutefois les faisceaux du témoin sont un peu plus gros en raison d'éléments plus nombreux ou de plus grand diamètre.

L'épiderme supérieur est à peine visible chez le témoin; il est très aplati, ses dimensions sont très réduites par rapport à celles du tissu sous-jacent; il est beaucoup plus apparent chez les galles piquées et quand la piqûre a été faite très tôt, les cellules épidermiques sont plus hautes que larges et se cloisonnent perpendiculairement à la surface de la galle.

L'épiderme inférieur ne peut être observé que sur des cécidies faisant leur apparition; très vite, il se confond avec les autres assises du tissu nourricier dont il présente tous les caractères; et ceci est un trait commun aux galles piquées et au témoin.

Si l'on compare une galle piquée ayant 30 jours d'existence à une galle normale du même âge, on constate que, jusqu'à ce moment, l'épaississement des parois et leur lignification se poursuivent sans différence sensible, mais par la suite, les galles piquées acquièrent leur consistance ligneuse définitive, beaucoup plus rapidement que les galles normales.

Ces dernières ne renferment jamais d'oxalate de Ca dans la partie située au-dessus du limbe; on peut en trouver, mais rarement, une petite quantité au voisinage du bourrelet sclérenchymateux logé dans l'épaisseur de la feuille; celle-ci en possède presque toujours; les galles piquées, au contraire, sont riches en oxalate, et les cristaux peuvent être répartis de la base jusqu'au sommet.

Les coupes, traitées à l'hématoxyline, montrent, dans les cellules des galles piquées, des noyaux de dimensions réduites, faiblement colorés et renfermant un tout petit nucléole.

b) Etude des galles piquées, ayant subi l'action d'un parasite secondaire.

Les galles piquées dont nous avons parlé dans les chapitres précédents ne renfermaient aucune larve; mais nous avons récolté un grand nombre d'échantillons piqués dont la loge centrale était occupée par

un parasite secondaire; nous avons donc été conduits à rechercher si la présence de ce deuxième hôte, qui s'était substitué à la larve cécidogène, ne pouvait entraîner des modifications anatomiques dans la structure gallaire.

Cette recherche est très complexe, du fait que le parasite secondaire peut avoir disparu à son tour, laissant une deuxième fois la loge centrale inhabitée; un parasite tertiaire peut de nouveau s'y installer et brouiller les traces de l'occupation précédente.

Nous nous bornerons donc à examiner quelques-uns des cas qui se présentent le plus fréquemment et toujours avec les mêmes particularités.

Dans la nature, les larves cécidogènes sont la proie d'un très grand nombre de parasites secondaires; on en compte plus d'une dizaine pour le Mikiola, mais il est à remarquer que si plusieurs d'entre eux peuvent cohabiter dans une même galle quand ils sont à l'état larvaire, il n'y a jamais qu'un individu qui parvienne à l'état adulte; il est à supposer qu'après avoir détruit la larve gallicole, les parasites se détruisent entre eux.

De quelle manière le parasite secondaire peut-il s'introduire dans la galle? D'après Balfour Browne, certains chalcidiens piquent les cécidies au hasard; ils pondent souvent dans une loge vide, la larve primitive ayant disparu prématurément; d'autres fois, un insecte entomophage est déjà installé dans la place si bien que la larve secondaire meurt d'inanition peu de temps après son éclosion; son cadavre plus ou moins desséché reste dans la loge centrale où il peut être identifié par erreur avec celui de la larve cécidogène.

Mais en général, l'entomophage procède avec plus de précision. Ainsi, lorsque la femelle parasite possède une tarière, elle en applique la pointe sur la paroi gallaire et l'enfonce jusqu'à ce que la larve ou la nymphe de l'hôte soit atteinte. L'œuf est alors déposé sur le corps du gallicole ou à côté de ce dernier, sur la paroi interne de la cécidie. Dans bien des cas, la larve-hôte semble avoir été paralysée par la piqure et mise ainsi dans l'incapacité de se défendre.

En général, le parasite secondaire est bien organisé pour la succion du gallicole; Balfour Browne a signalé le pédicelle qui termine certains œufs du genre *Encyrtus* et qui traverse la paroi de la larve cécidogène; on peut rappeler ici l'armature buccale de certains hémiptères dont le rostre forme un fourreau muni d'une pointe qui pénètre seule dans l'hôte. A l'intérieur de ce fourreau glisse un suçoir tubulaire mince et cylindrique constitué par les mandibules et les mâchoires. De plus, les

liquides provenant de la succion sont canalisés par une sorte de gaine cellulosique sécrétée par l'insecte sur le trajet de la piqure.

En général, la larve secondaire se montre très vorace dès son éclosion; elle pique sa victime successivement en plusieurs endroits et la suce jusqu'à ce qu'elle soit réduite à la membrane d'enveloppe. Elle grossit encore plus vite en ne tuant pas le gallicole dès qu'elle commence à le manger.

L'hôte continuant à vivre joue le rôle « d'une sorte de transformateur nutritif qui relie le parasite au monde extérieur » (Parker et Thomson) (51).

Ces quelques détails accréditent l'opinion souvent exposée que l'hyperparasite se contente de manger son hôte sans provoquer de réaction végétale qui soit apparente.

Cette opinion se trouve encore renforcée par le fait suivant : le même parasite secondaire peut piquer la même galle à des intervalles différents et c'est le dernier œuf déposé qui parviendra à complète évolution, sa larve détruisant non seulement l'hôte, mais encore les larves de sa propre espèce qui sont écloses avant elle (De Bergevin) (7). De ce fait, des galles ayant été parasitées de bonne heure, peuvent renfermer en fin de compte une larve bien vivante et bien grasse, mais dont l'action sur la morphologie gallaire est nulle.

Dans cette deuxième partie de notre travail, nous nous sommes appliqués à démontrer que le parasitisme secondaire pouvait entraîner des modifications anatomiques dans la paroi gallaire; que ces modifications qui surviennent après la disparition du *Mikiola*, dépendent de la nature du parasite secondaire, et en particulier de la durée de son évolution.

Il reste à faire une remarque sur la persistance des galles parasitées; Küster (28) dit qu'elles peuvent atteindre un âge beaucoup plus avancé que celui auquel elles arrivent quand leur développement n'a pas été troublé; mais par ailleurs M. Molliard (47) signale la déhiscence précoce de la galle de *Mikiola* parasitée par un chalcidien : *Secodes coactus*.

Nous verrons par la suite que la durée d'une galle parasitée est variable suivant les cas; elle peut être plus longue ou plus brève que celle de la galle normale, suivant que le parasite secondaire arrive plus ou moins vite à l'état parfait.

CHAPITRE III

ACTION D'UN PARASITE SECONDAIRE A ÉVOLUTION RAPIDE

1^{er} cas : Cohabitation du Mikiola et d'un seul parasite secondaire.

Le Mikiola a été épargné par l'aiguille au moment de la piqûre; il occupe la loge centrale en compagnie d'un parasite secondaire. La galle s'est développée depuis la piqûre, mais n'a pas atteint son développement normal. D'après les échantillons récoltés, on ne peut savoir si le léger accroissement de la galle correspond uniquement à l'action du Mikiola; trop de causes interviennent qui sont susceptibles de modifier la croissance gallaire : les lésions provoquées par l'aiguille et qui peuvent atteindre à la fois le gallicole et la paroi de la galle; l'action du parasite secondaire dont on ne peut déterminer le début ni la durée.

Il faudrait réaliser expérimentalement ce cas en introduisant une larve secondaire dans une jeune galle normale d'âge connu; la difficulté serait de choisir une larve parasite non entomophage.

Dans la nature, la cohabitation du Mikiola et du parasite secondaire se fait de différentes façons; certains petits chalcidiens du genre *Copidosoma* s'installent sur des larves de Mikiola beaucoup plus grosses qu'eux et vivent directement aux dépens de l'hôte dont ils s'approprient une partie de la nourriture.

D'autres fois le parasite vit à côté de l'hôte mais non sur lui. Dans ce cas, on ne peut savoir si la larve secondaire se nourrit aux dépens du gallicole ou aux dépens de la paroi gallaire, mais sa présence ne paraît pas gêner l'évolution de la larve cécidogène.

2^e Cas : Plusieurs espèces de parasites secondaires s'introduisent dans la galle.

C'est le cas cité par P. Marchal des chalcidiens qui cohabitent avec des platygasters dans les larves des cécidomyies cécidogènes.

Il est à prévoir que les entomophages se mangeant entre eux après la consommation de l'hôte, la dernière larve survivante n'a pas eu besoin de s'attaquer aux tissus gallaires pour assurer sa subsistance.

3^e Cas : La larve de Mikiola a disparu et la larve secondaire continue son évolution.

La galle est arrêtée dans son développement; mais le parenchyme interne au lieu de former une couronne régulière autour de la cavité centrale, présente des bosses ayant à peu près la même grosseur. Ces bosses sont, sans aucun doute, provoquées par le parasite secondaire (Torymus?) (fig. 45).



Fig. 45. — Schéma montrant l'aspect bosselé de la paroi interne.

Elles paraissent provenir des succions du parasite se déplaçant autour de la paroi à des intervalles de temps réguliers.

Ces déformations sont d'autant plus sensibles que la différenciation de la galle est moins avancée.

Quand le parenchyme interne atteint sa forme définitive, ces bosses sont rares et inégalement réparties sur la paroi gallaire.

Nous avons souvent observé des déformations de la couche nourricière du même genre que celles qui viennent d'être signalées, mais elles diffèrent entre elles par le nombre et la taille, ce qui laisse à penser que des parasites de plusieurs espèces se nourrissent, après la destruction du Mikiola, en absorbant le contenu des cellules qui sont à leur portée. Le procédé d'absorption paraissant être celui d'une succion progressive de la paroi.

Nous n'avons trouvé que très rarement des échantillons dont la paroi interne était déchiquetée et présentait quelque analogie avec celle des galles de Cynipides; l'absence de larve secondaire dans la loge centrale ne nous a pas permis d'identifier le parasite, toutefois comme le déchiquetage des parois est très rare, on peut en déduire qu'une sorte d'instinct écarte les insectes à forte armature buccale des galles de *Mikiola*. C'est là un nouvel exemple de la spécialisation signalée par Küster (28); de même que beaucoup d'insectes ne s'attaquent qu'à un certain groupe de plantes, quelques-uns se limitant à une seule espèce, de même chaque parasite secondaire limiterait son attaque à un nombre plus ou moins restreint de galles.

De l'examen de ces quelques cas et l'on en peut trouver d'autres, il résulte qu'un parasite secondaire, à évolution rapide, n'exerce que peu ou pas d'action sur la morphologie gallaire.

Quelques remarques sont à faire sur la position du parasite secondaire car il n'est pas toujours logé dans la galle proprement dite. Parmi les galles piquées expérimentalement il s'en trouvait plusieurs dont la loge centrale était vide, mais qui possédaient un parasite secondaire dans la partie située sous le limbe.

Cette larve secondaire blanche, de forme très allongée se trouvait presque toujours engagée dans le canal gallaire. Nous avons pu l'observer à différents stades de croissance. Au début de son développement elle est difficile à repérer en raison de sa petite taille qui lui permet de se dissimuler entre les poils du canal; mais elle grossit assez vite et occupe tout l'espace vide; celui-ci s'agrandit constamment du fait que le parasite se nourrit en rongant les parois du canal. Les coupes transversales faites dans la partie supérieure de la galle, n'offrent aucune particularité pouvant être attribuée au parasitisme secondaire.

Il serait intéressant de rechercher l'action des larves étrangères qui peuvent vivre à la surface de la galle dans des anfractuosités de la paroi. Les cécidies du chêne sont très souvent parasitées de cette manière et il semble bien que les parasites trouvent uniquement leur nourriture dans le protoplasme gallaire. Nous n'avons pas encore eu l'occasion d'examiner de cas semblable pour la galle de *Mikiola* dont la surface généralement lisse présente parfois des verrues dues à des piqûres, mais non des cavités pouvant abriter des larves.

Si l'on s'en rapporte aux travaux de M. Molliard (39) relatifs aux transformations qui peuvent se produire dans les plantes sous l'action de parasites agissant à distance, n'y aurait-il pas lieu d'étudier les répercussions d'un parasitisme secondaire, ne s'exerçant pas directement sur la galle, mais dans le voisinage de celle-ci; un parasitisme comparable

à celui des larves de *Cecidomyia acerina* qui se fixent sous les jeunes galles de *Cynips aceri* et poursuivent leur évolution en même temps que ces dernières. La situation de ces larves est telle qu'elles peuvent tirer leur nourriture aussi bien de la feuille que de la galle.

CHAPITRE IV

ACTION D'UN PARASITE SECONDAIRE A ÉVOLUTION LENTE

Il semble bien que les modifications anatomiques qui peuvent survenir dans une galle piquée et après la disparition de la larve cécido-gène soient en rapport avec la durée de l'évolution du parasite secondaire. Ces modifications doivent alors, atteindre leur maximum, si le parasite secondaire est à son tour gallicole, c'est-à-dire à évolution très lente. Toutefois, il est difficile de reconnaître si un insecte est gallicole ou non; sans entrer dans des détails qui se rapportent plus à l'entomologie qu'à la botanique, on peut néanmoins rappeler le cycle vital des Aphides, étudié par Gaumont. Chez certains de ces Hémiptères, les fondatrices et la génération à laquelle elles donnent naissance déterminent sur les feuilles des galles caractéristiques, mais les 2^e et 3^e générations émigrent sur des végétaux différents de ceux sur lesquels vivaient les insectes parfaits, et ces générations émigrantes ne sont plus gallicoles.

Chez d'autres, tels les Pemphiens cités par Mordvilko (49), la formation de galles ne serait possible qu'à une génération émigrante.

Ces alternances de régime seraient provoquées par des insuffisances de nutrition.

Küster (28) donne des exemples montrant que des parasites qui ne sont pas considérés comme gallicoles peuvent le devenir dans certains cas.

Ainsi *Macrosiphum solani* peut devenir gallicole de la pomme de terre quand l'invasion du parasite est très forte et par suite, que le mode de nutrition ordinaire devient insuffisant.

Il faut donc admettre que parmi les parasites secondaires, certains sont toujours gallicoles, d'autres ne le sont que suivant les circonstances.

Nous étudierons dans ce chapitre les modifications anatomiques qui surviennent dans une galle du fait qu'un parasite secondaire gallicole ou agissant comme tel s'est substitué à la larve cécidogène.

Avant d'aborder cette étude, nous tenons à signaler que les modifications observées se rapportent uniquement à la paroi gallaire et qu'il ne nous a pas été donné de voir se former des cécidies secondaires comparables à celles qui sont citées par Beyerinck (8) et Adler (1) : galles produites par *Rhodites eglanteria* sur les filaments des bedegars occasionnés par *Rhodites rosæ*, galles de *Cynips tricolor* sur les squamules des cécidies en artichaut du *Cynips fecundatrix*, galles d'*Aphidius fecundatrix* portant une ou deux galles d'*Andricus curvator*.

Là encore, l'étude expérimentale pourrait donner des résultats intéressants.

D'une part, il serait curieux d'observer les modifications anatomiques qui pourraient se produire en substituant à la larve cécidogène des parasites secondaires connus, ayant des durées d'évolution différentes.

D'autre part, que deviendrait une galle de Mikiola dans laquelle on prolongerait l'action du parasite secondaire. Pour qui serait tenté d'étudier cette question, nous renvoyons au travail de G. Klebs (25) sur les changements de développement dans les plantes.

1^o ÉTUDE DE LA GALLE DE MIKIOLA FAGI PARASITÉE PAR UN CHALCIDIEN : SECODES COACTUS.

M. Molliard (47) a signalé le premier les aspects différents que peuvent présenter des galles de Mikiola se trouvant sur une même feuille de hêtre. Parmi des galles normales, il s'en trouve d'autres plus petites, moins renflées, sans pigment anthocyannique. Ces petites galles ont une déhiscence plus précoce et il en sort fin février un chalcidien : *Secodes coactus*. M. Molliard pense que ce dimorphisme est provoqué « par la disparition de la larve cécidogène, à une époque où la galle s'est différenciée d'une manière fondamentale, mais sans avoir encore acquis sa croissance définitive.

« ... Il est vraisemblable que le dimorphisme considéré tient d'une part à la précocité de la substitution, d'autre part à la brièveté de l'évolution du *Secodes coactus*. »

Ce sont ces petites galles, de forme particulière qui serviront de premier sujet d'études.

Les galles parasitées par le *Secodes* se distinguent des autres galles arrêtées dans leur développement parce qu'elles ont vers leur sommet une ou plusieurs petites saillies en forme de bec; ces saillies peuvent se trouver au voisinage immédiat de la pointe normale qu'elles doublent ou triplent en prenant son aspect et ses dimensions (fig. 46). Il est difficile de déterminer l'origine de ces saillies, mais comme elles surmontent



Fig. 46. — Déformations du sommet des galles de *Mikiola Fagi* provoquées par les piqûres d'un parasite secondaire : *Secodes coactus*.

presque toujours les traces d'une lésion étroite et profonde, on peut supposer qu'elles sont dues à un tissu de cicatrisation qui se forme après la piqûre du *Secodes* adulte.

Dans la loge centrale se trouve une larve facile à reconnaître, car elle possède sur la face ventrale une pièce allongée et résistante en forme d'étrave avec des côtés aplatis. L'évolution de cette larve est assez rapide; elle passe à l'état de nymphe en juin-juillet et arrive à l'état parfait en février de l'année suivante.

Coupe transversale d'une galle de *Mikiola* parasitée par le *Secodes*.

Si l'on examine une coupe transversale prise à mi-hauteur de la galle on constate tout d'abord que les tissus sont bien différenciés.

L'épiderme très régulier est formé d'une assise de toutes petites cellules légèrement bombées à la face supérieure.

Sous cet épiderme se trouvent deux assises de grosses cellules plus larges que hautes et qui font la transition avec le parenchyme externe. Celui-ci est constitué par des éléments de grande taille allongés perpendiculairement au grand axe de la galle. Cet allongement est beaucoup

plus marqué dans la coupe qui a servi au schéma (fig. 48) que dans celle qui a été photographiée.

Les parois cellulaires sont épaisses et lignifiées.

Le parenchyme interne n'est pas régulier, mais ses petites cellules à parois minces forment une zone bien délimitée. Les faisceaux libero-ligneux sont formés de vaisseaux ayant un calibre très réduit.

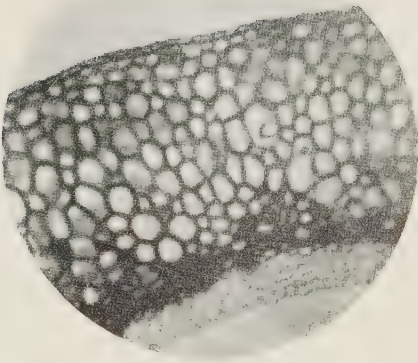


Fig. 47. — Photo de la paroi d'une galle de Mikiola parasitée par le *Secodes coactus*; gr. : 77.

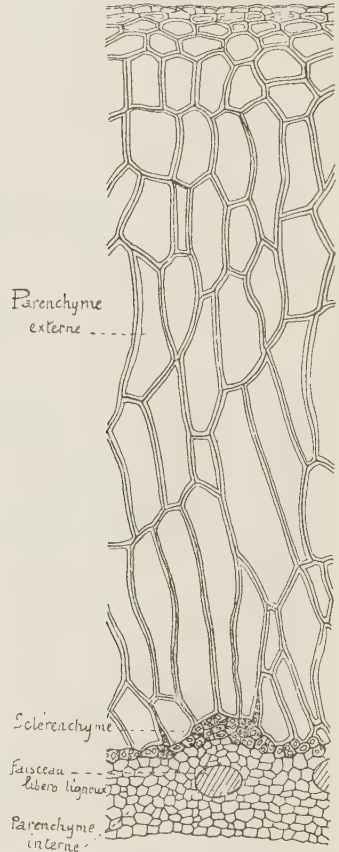


Fig. 48. — Schéma de la paroi de la galle de Mikiola parasitée par *Secodes coactus*.

Ce qui différencie cette galle des autres échantillons arrêtés dans leur développement à la même période de croissance, c'est la présence

d'une couronne de cellules spéciales intercalée entre les deux zones de parenchyme. Ces cellules, le plus souvent hexagonales ont des parois épaisses; elles renferment chacune un ou plusieurs cristaux d'oxalate de Ca, de forme simple. Les plus grandes ont de fines cloisons, parfois perpendiculaires entre elles et qui délimitent des loges remplies d'oxalate. Vers le parenchyme externe, certaines de ces cellules s'allongent et s'insèrent entre deux cellules radiales. Quand cette couronne est importante, elle finit par coiffer les faisceaux vasculaires qui deviennent de moins en moins visibles.

Coupe longitudinale d'une galle de *Mikiola* parasitée par le *Secodes*.

Dans la coupe longitudinale la répartition des tissus ne diffère pas sensiblement de celle d'une galle piquée, mais non parasitée.

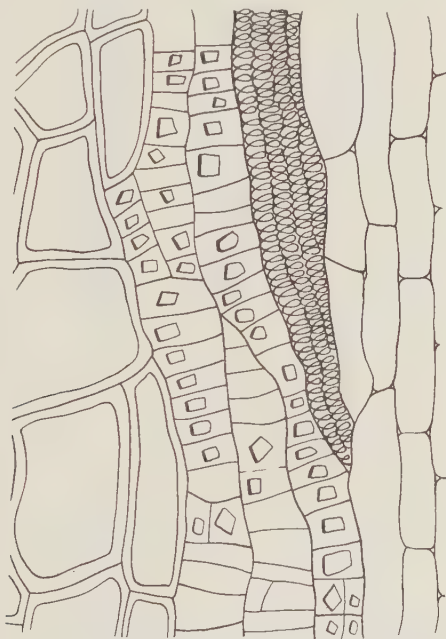


Fig. 49. — Détail des cellules à oxalate de calcium.

L'intérêt de cette coupe est de montrer les cellules à oxalate sous un nouvel aspect. En premier lieu on constate leur présence de la base

jusqu'au sommet de la galle et toujours dans le voisinage immédiat des faisceaux vasculaires, du côté du bois. Elles paraissent résulter d'éléments ayant subi un allongement considérable puis de nombreux cloisonnements transversaux. Ces multiples divisions ont donné naissance à des files de cellules quadrangulaires placées régulièrement les unes à la suite des autres. Ces cellules sont deux à trois fois plus larges

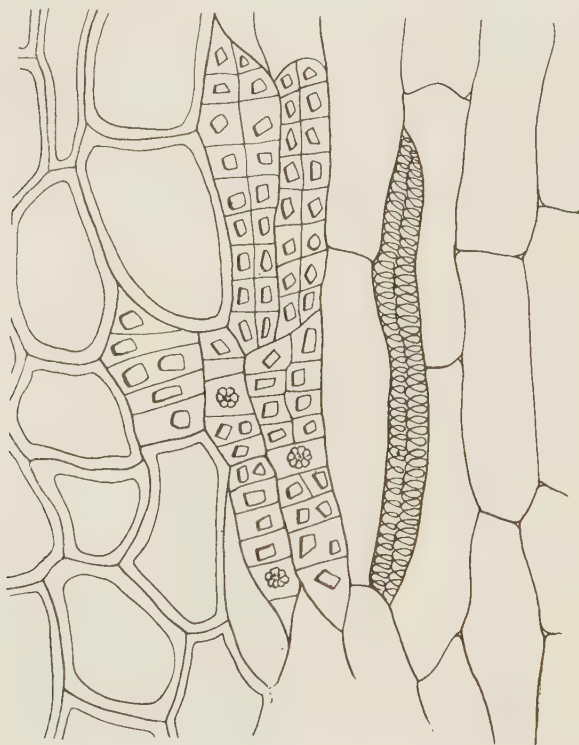


Fig. 50. — Détail des cellules à ovalate de calcium.

que hautes et peuvent se cloisonner à leur tour dans le sens de la hauteur. Toute une file de cellules peut se cloisonner en même temps et former ainsi deux nouvelles files cellulaires (fig. 49).

En général chaque cellule renferme un cristal simple, très rarement un cristal radié. Certaines de ces cellules sont vides, surtout vers la base de la galle (fig. 50).

2^o ETUDE DE LA GALLE DE MIKIOLA ATTAQUÉE PAR UN PARASITE SECONDAIRE : *HYPERTELES ELONGATUS*?

M. Molliard a signalé le cas d'un autre chalcidien *Hyperteles elongatus* qui est aussi parasite des galles de *Mikiola*.

Selon M. Molliard (47), l'évolution de cet hyménoptère est moins rapide que celle du *Secodes coactus* et les tissus de la cécidie ne subiraient de ce fait aucune modification appréciable.

Nous avons cependant trouvé sur des feuilles de hêtre, des galles de *Mikiola* qui, au lieu de se développer progressivement en hauteur et largeur prennent une forme effilée comparable à celle des *Acarocécidies* du Tilleul.

Ces galles, qui ne manifestent aucune tendance à devenir globuleuses, sont toujours de petite taille; les mieux développées atteignent 5 à 6 millimètres de long, ne dépassant guère 2 millimètres de diamètre à la base, qui est la partie la plus large (fig. 51). Leur couleur varie du



Fig. 51. — Schéma d'une galle de *Mikiola* parasitée par *Hyperteles elongatus* (coupe longitudinale).

vert pâle au jaune verdâtre sans trace d'anthocyane; leur surface est souvent verruqueuse.

Quand on les ouvre, on trouve à la place du Mikiola disparu, une petite pupa luisante et translucide, en forme de fuseau, qui représente un parasite secondaire : *Hyperteles elongatus*?

Ces petites galls coniques ont été arrêtées de très bonne heure dans leur développement. Focken les a décrites comme étant de jeunes galls normales parvenues à un stade d'élongation pendant lequel elles pourraient s'accroître d'une seule venue jusqu'à 5 ou 6 millimètres de hauteur en conservant un diamètre de 2 millimètres environ. L'élongation rapide aurait pour résultat cette forme de cône avec l'extrémité en pointe aiguë.

L'étude très suivie de la croissance d'une galle normale nous a fourni la preuve qu'il s'agissait là d'un cas de dimorphisme d'origine parasitaire et non pas d'une forme normale de développement.

Coupe transversale d'une galle piquée et parasitée (fig. 52, 53, 54).

Cette coupe provient d'une galle piquée 6 jours après l'apparition de l'excroissance à la face supérieure du limbe le plus grand diamètre était 2 mm. 2 pour une hauteur de 5 mm. 6.

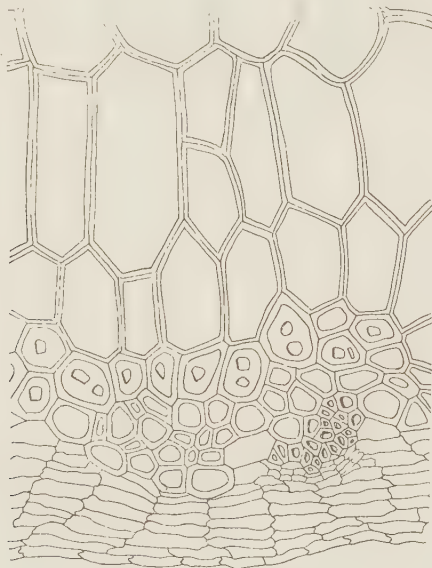


Fig. 52. — Détail de la paroi d'une galle parasitée (coupe transversale); gr. : 265/3.

La paroi gallaire est relativement mince, cela tient moins au nombre de couches cellulaires qu'au développement incomplet de chacune d'entre elles. L'épiderme est formé d'une assise de petites cellules rectangulaires qui se cutinisent vite.

Le parenchyme externe est constitué par des éléments d'assez grande taille, le plus souvent à contours mous; ils ne présentent jamais

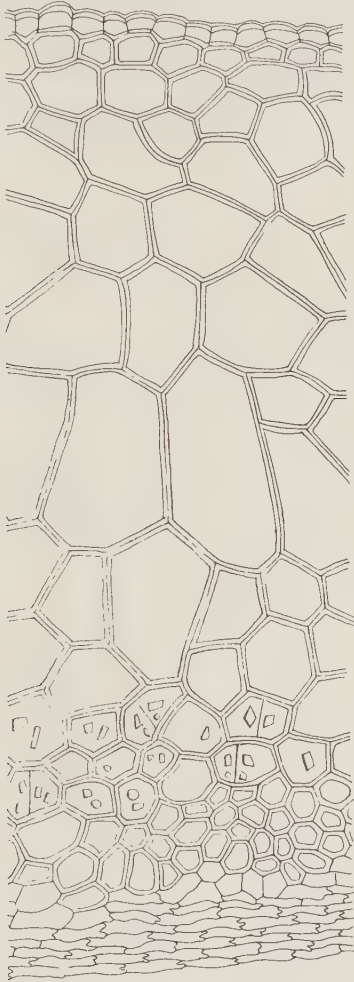


Fig. 53. — Détail de la paroi d'une galle de *Mikiola* parasitée par *Hypertelès elongatus* (coupe transversale); gr. : 265/3.

l'allongement typique des cellules radiales. On observe entre eux quelques méats, ce qui est l'indice d'un arrêt de développement prématuré; les parois de ce parenchyme sont assez épaisses, mais il semble bien, d'après nos observations, que l'épaississement des parois puisse se poursuivre après la mort du gallicole.

A la suite de ce parenchyme vient une importante couronne de cellules polyédriques à parois très épaisses, riches en oxalate de calcium sous forme de cristaux simples. Certaines de ces cellules sont cloisonnées et renferment plusieurs cristaux, mais le plus grand nombre n'en renferme qu'un ou deux et de petite taille; d'autres cellules sont vides.

Le parenchyme interne forme une zone assez réduite et d'aspect très particulier. Les cellules sont disposées en assises régulières, mais



Fig. 54. — Détail de la paroi d'une autre galle parasitée; gr. : 265/3.

elles sont aplaties et leurs parois transversales présentent plusieurs replis comparables à des plissements. Si l'on se rappelle que dans la galle normale jeune, ces cellules sont gonflées de protoplasme, on ne peut expliquer cet aplatissement et ce plissement transversal qui lui est consécutif que par un épuisement lent et progressif de ces cellules. Ces modifications anatomiques sont certainement en rapport avec le mode de nutrition du parasite secondaire. L'épuisement cellulaire paraît commencer par les assises les plus facilement accessibles au para-

site ainsi qu'en témoignent des coupes faites dans des galles n'ayant pas toutes leur parenchyme interne modifié au même degré. Dans certaines, la déformation des cellules est générale et ne s'arrête qu'à l'anneau de sclérenchyme renfermant de l'oxalate; chez d'autres, la déformation n'est sensible que sur quelques assises, les plus proches de la cavité gallaire; parfois même une seule assise est atteinte, et c'est celle qui correspond à l'épiderme interne de la galle; dans ce dernier cas, les autres cellules du parenchyme n'ont pas de forme définie et présentent entre elles des méats; ce qui indique que l'attaque du parasite s'est produite sur une galle jeune ayant ses tissus en voie de formation.

Les faisceaux vasculaires sont peu développés; on compte en moyenne une dizaine de vaisseaux ligneux spiralés pour une vingtaine de fibres libériennes, mais tous de petit diamètre; le bois est enclavé dans la zone d'oxalate; ces caractères du tissu vasculaire ont déjà été signalés pour la galle parasitée par le *Secodes* et paraissent communs aux galles parasitées en second lieu par un gallicole.

3^e ÉTUDE DE LA GALLE DE MIKIOLA ATTAQUÉE PAR UNE AUTRE ESPECE DE PARASITE SECONDAIRE.

Platynocheilus Ericksoni? (Westw.)

Nous signalerons un troisième cas de dimorphisme qui correspond à la présence constante d'un même parasite secondaire : *Platynocheilus Ericksoni*? (Westw.).

Ce dimorphisme porte sur des galles arrêtées très jeunes dans leur développement et qui n'ont jamais, même en réduction, la forme typique des galles de *Mikiola*; elles sont ovoïdes, et ne présentent pas de pointe au sommet (fig. 55).

Les échantillons recueillis atteignaient la moitié de la hauteur d'une galle adulte normale; ils avaient la coloration d'une galle très jeune, c'est-à-dire vert pâle et sans trace d'anthocyane.

Leur paroi était percé d'un trou latéral donnant accès dans la loge gallaire; et par où, probablement le parasite secondaire avait pénétré. Cette perforation latérale ne peut pas être attribuée à la piqure de l'aiguille; mais il est possible qu'au moment de la destruction de la larve de *Mikiola Fagi*, la pointe de l'aiguille ait lésé la paroi latérale et que le parasite secondaire ait profilé de cette lésion pour percer son trou.

Les coupes révèlent une différenciation très rudimentaire de la paroi; le parenchyme externe est formé de cellules à contours arrondis, laissant entre elles des méats; leurs parois sont minces et non lignifiées.

Le parenchyme interne est constitué d'éléments plus petits, ne présentant pas de différence avec les éléments correspondants d'une galle très jeune; toutefois sa répartition est très inégale et donne lieu à des saillies et à des dépressions importantes sur tout le pourtour de la cavité centrale.

La quantité d'oxalate de calcium contenue dans la paroi gallaire est relativement faible si on la compare à celle des cas examinés précé-



Fig. 55. — Schémas de galles de *Mikiola* parasitées par *Platynochaetus Ericksoni*.

demment, mais elle est loin d'être négligeable; on trouve des cristaux radiés mêlés à des cristaux simples au voisinage des faisceaux libéro-ligneux et particulièrement vers la base de la galle. Il en existe aussi dans la partie de la cécidie située à la face inférieure de la feuille.

Il n'y a pas à proprement parler une zone de décollement apparente, toutefois au niveau du limbe, une mince bande de cellules lignifiées marque la séparation entre les tissus de la galle et ceux de la feuille.

En résumé, il s'agit d'une galle dont la forme générale est profondément modifiée. Ses dimensions sont celles d'une galle arrêtée dans son développement à un stade de croissance déjà avancée, et pourtant la différenciation cellulaire est peu marquée; les saillies et les dépressions du tissu nourricier rappellent la paroi bosselée des galles abritant un parasite secondaire à évolution rapide, bien que l'évolution de la larve secondaire soit lente. En général, les galles parasitées en second lieu épaississent et lignifient leurs parois cellulaires assez rapidement; dans la galle que nous étudions, les parois sont minces et non lignifiées et paraissent devoir rester ainsi. L'aspect et la consistance des tissus se

rapprochent plus de ceux d'une galle spongieuse que d'une galle ligneuse.

Il serait curieux de savoir si le parasite secondaire est gallicole et dans l'affirmative quel genre de galle il est susceptible de produire. Nous n'avons trouvé aucun renseignement à ce sujet. On peut se demander quelle serait l'action de ce gallicole se substituant comme parasite secondaire au gallicole primitif, dans une jeune galle dont les tissus ne sont pas encore différenciés.

Le parasite secondaire, dans ce cas, ne serait-il pas capable d'imprimer à la galle des caractères différents de ceux qu'elle aurait normalement; ces caractères ne se rapprocheraient-ils pas de ceux de la galle que pourrait produire le parasite secondaire en agissant directement comme gallicole.

Nous pourrions citer d'autres exemples de dimorphisme correspondant à la présence d'une même larve secondaire, mais nous n'avons pu avoir aucun renseignement sur l'identité probable des larves en question.

Nous voulons toutefois signaler un cas assez fréquent, celui des galles de *Mikiola*, qui parasitées en second lieu, se déforment et se recourbent fortement d'un côté (fig. 56).

L'examen d'une coupe transversale montre une différenciation assez avancée de la paroi; les tissus se colorent bien au carmin et au



Fig. 56.

vert d'iode. Ce qui frappe le plus, c'est la disproportion entre l'importance des deux zones de parenchyme.

Le parenchyme interne, très réduit n'occupe que 1/12 de l'épaisseur de la paroi; il ne comprend que six à huit rangées de cellules de petite taille et aplaties du fait que leurs parois latérales sont plus ou moins plissées.

Les éléments du parenchyme externe sont nombreux et allongés dans le sens radial.

Entre les deux zones de parenchyme, on observe une couronne de sclérenchyme; les parois de certaines de ses cellules sont tellement épaisses que la cavité interne se réduit à une fente. La plupart d'entre elles renferment plusieurs cristaux simples d'oxalate de calcium, mais on ne trouve pas de mâcles ni de gros cristaux radiés.

Les faisceaux vasculaires sont enclavés dans ce sclérenchyme; ils sont de petites dimensions et en particulier les éléments du liber sont tellement réduits qu'on peut les voir dans leur ensemble, mais non les distinguer les uns des autres.

En résumé : D'après les exemples que nous venons de signaler, l'action du parasite secondaire paraît être en rapport avec la durée de son évolution. Si sa croissance est très rapide, il trouve dans la larve gallicole une masse de nourriture suffisante pour lui permettre d'atteindre l'état parfait; dès lors son séjour dans la galle n'a pas de répercussion sur la forme et la structure de celle-ci.

Mais, si après la disparition de la larve cécidogène le parasite secondaire n'a pas achevé son évolution, il s'attaque alors à la paroi gallaire.

Cette attaque se manifeste, dans le cas le plus simple, soit par des saillies et des dépressions sur tout le pourtour de la loge centrale, soit par le plissement des parois latérales des cellules du parenchyme interne; d'où il résulte que l'épaisseur de la « couche nourricière » diminue progressivement.

Si l'attaque est plus violente, elle se traduit par des modifications anatomiques dont les plus apparentes sont le dimorphisme extérieur, l'apparition dans l'épaisseur de la paroi d'une zone sclérenchymateuse riche en oxalate de calcium, les variations dans le développement, dans la différenciation cellulaire et dans l'épaississement des membranes et leur lignification.

Chez les galles normales, on observe à côté des caractères généraux de toutes les productions cécidogènes, certains caractères particuliers variant avec chaque espèce de gallicole, mais restant stables pour une même espèce.

Cette remarque peut s'appliquer aux galles parasitées chez lesquelles on observe d'une part, certaines modifications communes à toutes les galles privées de leur larve cécidogène, et d'autre part, certains traits caractéristiques de l'espèce à laquelle appartient le parasite secondaire.

Il semble qu'il y ait autant de cas de dimorphisme, très stable, qu'il y a d'espèces parasitaires, susceptibles de modifier la forme générale d'une cécidie.

Nous pensons que, pour qu'il y ait dimorphisme, il faut que le parasite secondaire soit un insecte cécidogène; son action, au lieu de s'exercer sur une feuille s'exerce sur les tissus de la galle déjà existante.

DEUXIEME PARTIE

Les observations signalées jusqu'à présent n'ont porté que sur les galles provoquées par un diptère : *Mikiola Fagi*.

Afin de nous rendre compte si ces observations avaient des caractères généraux applicables à toutes les galles provoquées par des insectes du même ordre, nous avons étudié deux autres types de cécidies dues à des diptères, appartenant ainsi que le *Mikiola*, à la famille des Cécidomyides.

L'une de ces galles est ligneuse : galle de *Harmandia tremulæ* (Winn.) sur *Populus tremula* ; la loge centrale ne renferme qu'une larve.

L'autre est de consistance plus molle et renferme plusieurs larves : galle de *Perrisia affinis* sur *Viola odorata*.

GALLE DE *HARMANDIA TREMULÆ* (WINN.)

Cette galle est répandue en France et dans l'Europe centrale ; Houard (20) la signale sur les feuilles de *Populus Tremula* et *Populus alba* ; d'après lui, c'est une « cécidie arrondie de 3 à 4 millimètres de



Fig. 57. — Galle de *Harmandia tremulæ* sur *Populus Tremula*.

diamètre, insérée à la face supérieure du limbe et fortement étranglée dans sa partie basilaire, cette cécidie a des parois épaisses, généralement colorées en rouge intense, et elle s'ouvre à la face inférieure par une fente entourée d'un bourrelet. Larve unique, jaunâtre, effectuant ses métamorphoses sous terre.»

Cette galle dépasse souvent 5 millimètres de diamètre; son insertion ne se trouve jamais directement sur une nervure, mais dans une maille de parenchyme déterminée par deux nervures secondaires; les tissus jeunes de la feuille permettent une prolifération qui est abondante à la face supérieure, mais qui intéresse aussi la face inférieure et toute l'épaisseur du limbe.

L'insecte qui provoque cette galle est un diptère « *Harmandia tremulæ* » (Winn.) auquel Kieffer (21) attribue les caractères suivants : « vertex, occiput, dessus du thorax, poitrine, larges bandes sur le dessus et le dessous de l'abdomen noirs. Antennes brunes; le dernier article avec un prolongement égalant la moitié de sa longueur. Article terminal des palpes presque deux fois aussi long que le troisième. Oviducte allongé, avec une lamelle supérieure lobée. Pince du mâle avec une lamelle intermédiaire profondément bilobée. »

ÉTUDE DE LA GALLE NORMALE

Les coupes ont été faites dans des galles normales ayant 5 millimètres de diamètre.

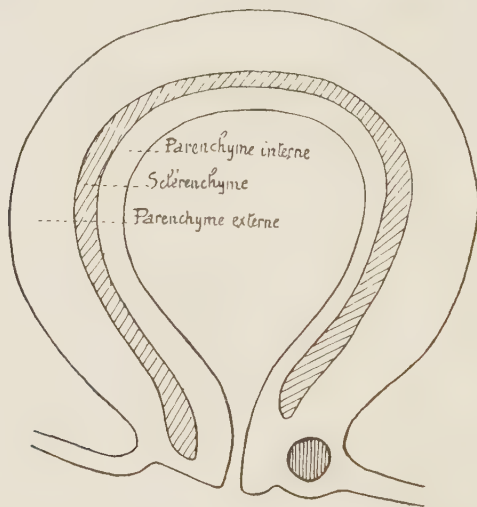


Fig. 58. — Schéma d'une coupe longitudinale dans une galle normale.

1^o Coupe longitudinale (fig. 58).

La structure de la paroi est très simple; elle comprend un épiderme formé d'une seule assise de cellules recouvertes d'une mince cuticule.

Pas de poils ni de stomates. Sous l'épiderme se trouve une zone de parenchyme, constituée par des cellules plus larges que hautes, à parois minces; elles occupent un peu plus de la moitié de la largeur de la paroi.

A la suite du parenchyme vient une couronne importante de sclérenchyme, à cellules polyédriques, à parois épaisses (fig. 59).

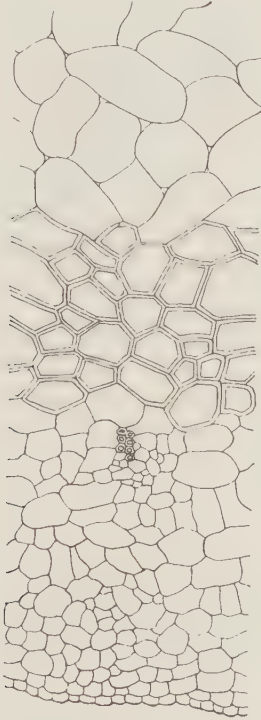


Fig. 59. — Détail de la zone de sclérenchyme et du tissu nourricier; gr. 210/2.

La dernière zone ou « tissu nourricier » est représentée par six à huit assises de cellules faiblement aplaties et à parois minces.

Les faisceaux libéro-ligneux sont peu développés.

La paroi gallaire, dans la partie globuleuse de la cécidie, présente une grande régularité dans la répartition des tissus; il n'en est pas de même de chaque côté du canal qui fait communiquer la loge centrale avec l'extérieur. Les modifications commencent au niveau de l'étranglement qui sépare la galle proprement dite de la feuille; séparation

plus apparente que réelle puisque les tissus gallaires traversent tout le limbe et se prolongent par le renflement visible à la face inférieure de la feuille. A ce niveau, les deux parties de la galle situées de part et d'autre du canal sont d'aspect différent; la plus réduite et la plus

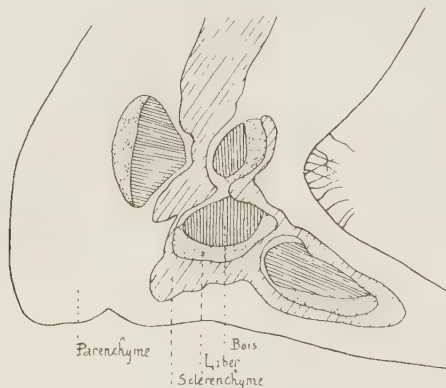


Fig. 60. — Schéma de la paroi gallaire au niveau du canal donnant accès à la loge centrale; gr. : 55/3.

simple montre une structure analogue à celle de la paroi : épiderme, parenchyme externe, bande de sclérenchyme qui se termine un peu au dessus du bord gallaire, parenchyme interne renfermant le tissu vasculaire formé d'éléments assez gros et peu ramifiés.

L'autre partie latérale (fig. 60) est plus importante que la première; vers l'extérieur la courbure de l'étranglement porte des poils unicellulaires, localisés en une seule place. Au-dessous de cette courte assise pili-fère se trouve trois ou quatre rangées de cellules, à parois très épaisses et présentant entre elles des méats. La bande de sclérenchyme s'élargit

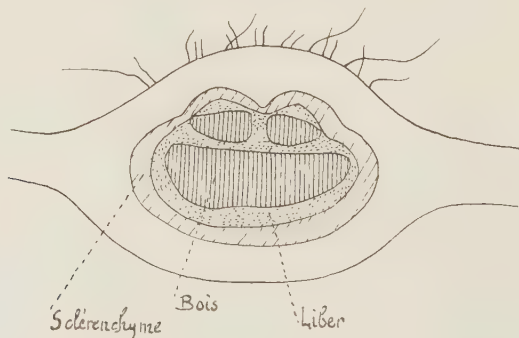


Fig. 61. — Schéma d'une nervure secondaire; gr. : 55/3.

considérablement et se déforme au niveau du tissu vasculaire. Celui-ci est représenté par quatre faisceaux séparés les uns des autres par des cloisons de sclérenchyme; chaque faisceau renferme du liber en masse compacte et du bois formé de vaisseaux spiralés disposés en files. Ces files en éventail, sont généralement séparées les unes des autres par de minces bandes de parenchyme; quelquefois les vaisseaux ligneux sont disséminés dans le tissu intercalaire.

Si l'on se reporte à la structure des nervures secondaires du limbe (fig. 61), il semble que les quatre faisceaux proviennent de la fragmentation de la nervure située dans le voisinage immédiat de la galle, d'autant que dans les deux cas les files de vaisseaux présentent une orientation analogue.

Quant à la petite région pilifère de la galle, elle coïncide avec celle qui existe normalement à la face supérieure de la nervure.

Galles arrêtées dans leur développement.

Les galles arrêtées dans leur développement peuvent être de taille variable; certaines ne dépassent guère 1 millimètre de diamètre alors que d'autres atteignent 2 mm. 5 à 3 millimètres; les plus grosses d'entre elles ont un volume qui ne dépasse pas la moitié de celui d'une galle normale adulte.

Les plus petits échantillons sont généralement vides; la plupart des autres renferment un parasite secondaire qui s'est substitué à la larve gallicole.

1^o Galles vides :

Leur taille est toujours très réduite; la différenciation cellulaire est à peine ébauchée, la paroi est constituée par du parenchyme un peu plus développé vers l'extérieur que vers la cavité centrale.

Chez certaines l'anneau de sclérenchyme commence à se former, mais il est difficile d'affirmer qu'un parasite secondaire n'a pas fait un bref séjour dans la loge. Dans tous les cas, le tissu vasculaire est très réduit, et souvent peu visible.

Ces petites galles vides ont été arrêtées dans leur développement peu de temps après leur apparition; la paroi de la cavité larvaire est intacte et la loge ne renferme aucun débris. On observe dans le parenchyme une grande quantité d'oxalate de Ca sous forme d'oursins, alors qu'on n'en voit pas dans la galle normale.

2^o Galles dans lesquelles un parasite secondaire s'est substitué à la larve gallicole.

Ces galles sont plus grosses que les précédentes

Coupe longitudinale (fig. 62).

La coupe montre les modifications suivantes : la paroi est beaucoup plus mince au sommet qu'à la base et la cavité centrale est plus allongée que dans la galle normale.

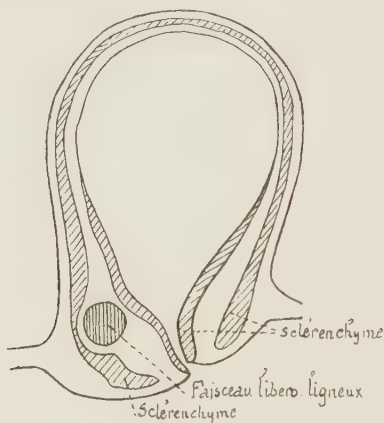


Fig. 62. — Schéma d'une coupe longitudinale.

La structure de la paroi est plus hétérogène ; le parenchyme externe est moins abondant, il peut se réduire à deux ou trois assises de cellules ; par contre la zone de sclérenchyme est devenue très importante avec des éléments à parois très épaisses.

On observe dans le parenchyme interne une formation nouvelle : celle d'une deuxième zone de sclérenchyme qui part de la base et monte le long de la loge centrale ; elle atteint rarement le sommet de la galle. Il est à remarquer que le parasite secondaire est presque toujours installé à la base de la loge, c'est-à-dire dans la partie où cette deuxième zone de sclérenchyme atteint sa plus grande épaisseur.

Coupe transversale :

Une coupe transversale faite dans plusieurs galles parasitées, environ à mi-hauteur, montre des aspects différents du deuxième anneau sclérenchymateux.

Dans les plus petits échantillons, cet anneau est séparé du premier par une couche régulière de parenchyme (fig. 63).

Dans des galles un peu plus grosses, il finit par se fusionner presque complètement avec le premier ne laissant que des îlots de parenchyme dans lesquels sont enclavés les faisceaux vasculaires (fig. 64).

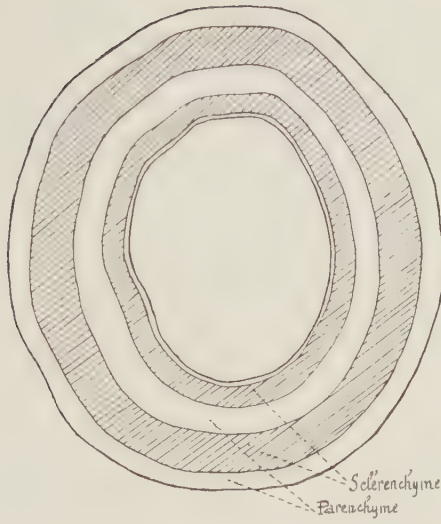


Fig. 63. — Schéma d'une coupe transversale montrant les deux anneaux de sclérenchyme;
gr. : 55/3.

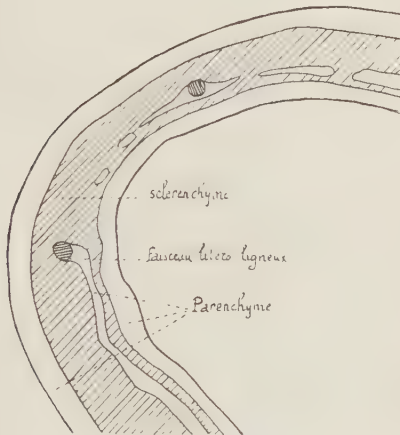


Fig. 64. — Schéma d'une coupe transversale montrant la fusion des deux anneaux de
sclérenchyme; gr. : 55/3.

Dans les galles les mieux développées et qui n'ont été parasitées que tardivement, le deuxième anneau n'est représenté que par une seule assise de cellules, fragmentée en plusieurs endroits.

En même temps qu'apparaît cette formation spéciale de sclérenchyme, on observe des cristaux d'oxalate de calcium en quantité abondante. Dans les galles présentant deux anneaux distincts de sclérenchyme, l'oxalate se localise dans le parenchyme intercalaire sous forme de gros oursins dont la plupart ont un diamètre aussi grand que celui des cellules qui les renferment.

Les cristaux monoclines sont très rares (fig. 65). Sur les coupes longitudinales, on peut remarquer l'abondance de ces oursins vers la base de la galle (fig. 66 et 67).

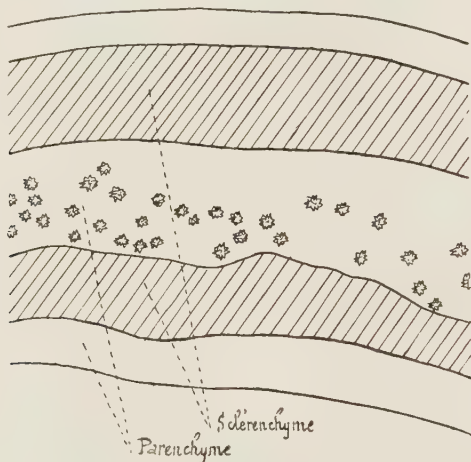


Fig. 65. — Schéma d'une coupe transversale montrant l'abondance de l'oxalate de calcium dans le parenchyme.

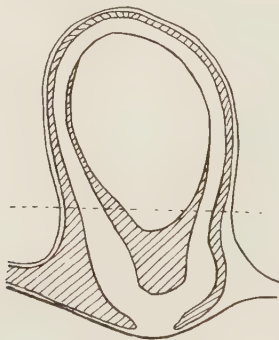


Fig. 66. — Coupe longitudinale d'une galle parasitée.



Fig. 67. — Détail de la coupe précédente montrant l'abondance de l'oxalate de calcium;
gr. : 105/2.

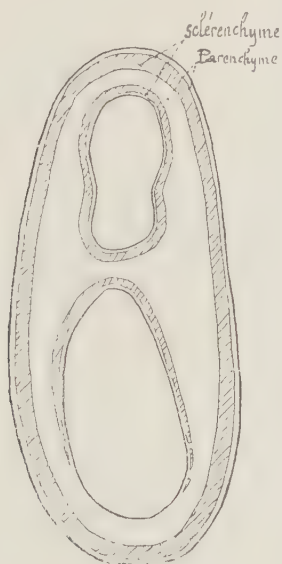


Fig. 68. — Schéma d'une galle double.

Galles doubles : Parmi les galles de *Harmandia tremulæ* arrêtées dans leur développement, on en trouve beaucoup qui sont doubles. Nous nous bornerons à décrire deux spécimens.

Le premier (fig. 68) se présentait sous l'aspect d'une galle unique très déformée, deux fois plus longue que large et adhérent à la feuille par une large base; la paroi ne montrait à l'extérieur aucun sillon indiquant l'accolement de deux excroissances.

Les coupes faites à mi-hauteur révèlent deux loges de diamètre inégal et sans communication.

La partie externe de la paroi est commune aux deux galles et comprend une assise épidermique, une mince couche de parenchyme et une zone assez épaisse de sclérenchyme. Ces trois tissus sont répartis à la périphérie avec beaucoup de régularité.

Par contre, chaque galle possède en propre une deuxième formation de sclérenchyme; celle-ci, d'épaisseur constante autour de la petite loge est irrégulière autour de la grande; large dans la bande de parenchyme qui réunit les deux galles, elle est mince et fragmentée dans la partie opposée.

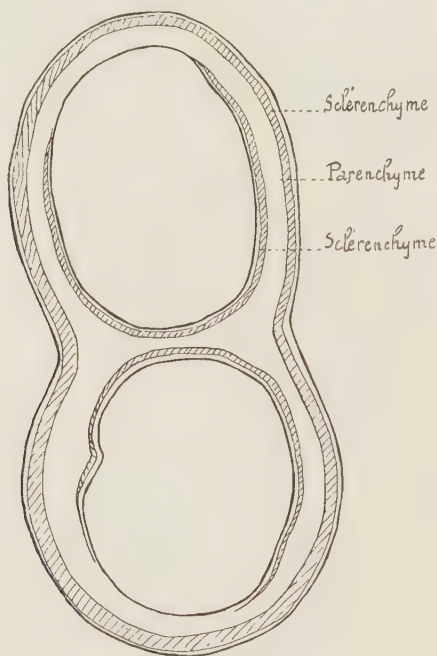


Fig. 69. — Schéma d'une galle double.

2^e échantillon (fig. 69) : Celui-ci laisse voir, par sa forme extérieure qu'il s'agit de deux galles qui tendent à devenir rondes sauf dans la partie où elles sont soudées l'une à l'autre.

Les coupes révèlent deux loges sensiblement aussi grandes et ne communiquant pas non plus entre elles.

La paroi gallaire est mince. L'épiderme, les deux ou trois assises parenchymateuses et la bande épaisse de sclérenchyme sont communes aux deux galles, mais un sillon médian indique la jonction de ces différents tissus.

La deuxième formation de sclérenchyme est particulière à chaque galle, elle est épaisse dans la bande mitoyenne de parenchyme, c'est-à-dire à l'endroit où les deux larves sont le plus rapprochées, elle s'amincit graduellement pour se réduire à quelques groupes de cellules dans la région opposée.

La répartition et la différenciation des tissus sont identiques dans les deux excroissances, ce qui indique un développement parallèle.

Chaque loge renfermait la larve gallicole, mais cette dernière était de petites dimensions.

Il semble que dans les galles doubles, l'arrêt de croissance soit provoqué par une insuffisance de nutrition due à la présence de deux larves au lieu d'une; on n'observe pas dans le parenchyme d'oxalate cristallisé.

En résumé : Si la larve gallicole disparaît de bonne heure et que sa loge ne soit pas occupée par la suite, la galle reste très petite et la paroi, relativement épaisse, est peu différenciée.

Si un parasite secondaire se substitue à la larve cécidogène, la galle est plus développée que précédemment. Sa paroi présente la particularité d'une deuxième formation de sclérenchyme, logée dans le parenchyme interne et très près de la cavité centrale; cette formation semble circonscrire les ravages du parasite secondaire. De plus, on observe la présence d'un très grand nombre d'oursins d'oxalate de calcium répartis surtout vers la base de la galle.

Dans le cas des galles doubles, il semble que la petite taille de chacune des cécidies résulte de la nutrition insuffisante des larves. Si l'on admet que le deuxième anneau de sclérenchyme joue un rôle protecteur, sa présence s'explique ici par le fait que chaque larve joue par rapport à l'autre un rôle analogue à celui d'un parasite secondaire.

Dans les galles doubles, on ne trouve pas de cristaux d'oxalate.

On est frappé, dès à présent, par la similitude des observations faites sur les galles de *Harmandia tremulæ* et *Mikiola Fagi*, arrêtées dans leur développement.

Avant d'en tirer une conclusion, nous allons étudier une troisième galle provoquée comme les précédentes par un diptère cécidomyide; elle diffère toutefois des deux premières par sa consistance molle, alors que les autres sont ligneuses; elle renferme toujours plusieurs larves, alors que chez les deux autres, la loge centrale n'abrite qu'une larve solitaire.

GALLE DE *PERRISIA AFFINIS* (KIEFFER) SUR *VIOLA ODORATA*

On observe fréquemment dans la banlieue parisienne une anomalie dans la floraison des violettes cultivées; les fleurs de teinte plus claire ont les sépales et les pétales déformés et roulés, elles s'épa-



Fig. 70 et 71. — Galles de *Perrisia affinis*.

nouissent difficilement. Certains pieds ne donnent plus que des fleurs fermées dont la tige n'atteint pas un centimètre de long; les feuilles sont encore plus modifiées, quelques-unes d'entre elles ont un enroulement marginal, plus ou moins épais, d'autres ont les deux bords enroulés au point de se rejoindre au-dessus de la nervure médiane; ces déformations sont dues à un diptère cécidomyide : *Perrisia affinis* (fig. 70 et 71).

A l'état normal et au début de la croissance foliaire, le limbe forme un double bourrelet relativement mince et pâraallèle à la nervure principale; puis au fur et à mesure du développement, les bourrelets se



Fig. 72. — Galls formées après l'étalement du limbe.

déroulent en même temps que le pétiole s'allonge, et à un moment donné il ne reste plus trace d'enroulement, le limbe est tout à fait plat.

Si le *Perrisia* pique la feuille à ce dernier stade de développement, il ne se produira qu'une galle réduite sous forme d'un repli plus ou moins accentué et localisé sur les bords du limbe (fig. 72). Si le parasite attaque la feuille au début de sa croissance, les deux bourrelets du limbe ne se déroulent pas; ils vont s'épaissir considérablement et se couvrir d'une abondante pilosité, c'est fréquemment le cas des jeunes feuilles de la rosette centrale.

La turgescence des cellules est alors si grande et l'enroulement si serré qu'on ne peut ouvrir la galle sans la déchirer; le pétiole des feuilles galleuses se développe lentement et reste très court, 2 à 5 millimètres chez certains échantillons fortement parasités.

Ces altérations des feuilles et des fleurs peuvent entraîner la mort du végétal; le parasite s'attaque de préférence aux variétés cultivées, il ravage actuellement les champs de violettes de la côte provençale;

il délaisse les violettes sauvages comme *Viola canina* et ne produit que des galles foliaires sur *Viola Sylvestris*.

A l'état parfait, *Perrisia affinis* présente les caractères suivants : c'est un petit diptère dont la taille n'excède pas 2 mm. 5 de longueur; la tête noire porte deux yeux très rapprochés et deux longues antennes grisâtres rejetées en arrière. Le thorax brun foncé est très bombé du côté dorsal. Les ailes grises, transparentes et légèrement velues dépassent l'abdomen; leur nervation très simple se limite à trois nervures principales; les pattes sont grêles et longues. L'abdomen en forme de fuseau est jaune orangé, sa couleur permet de repérer l'insecte au repos; comme beaucoup de gallicoles, celui-ci fuit la lumière et se cache pendant la journée soit à la face inférieure des feuilles, soit à l'abri des aspérités du sol; il suffit de gratter la terre au voisinage d'un pied de violettes contaminé pour voir s'envoler plusieurs *Perrisia* qui regagnent très vite leur cachette.

Si l'on presse légèrement l'abdomen d'une femelle, on en voit sortir des œufs relativement gros, cylindriques, de couleur jaunâtre et enduits d'un liquide visqueux.

Selon Raymond (54) il y aurait une deuxième cécidomie « *Cottia violarum* » qui produirait des cécidies analogues à celles qui nous occupent. Cet insecte « tout en ayant des mœurs et une constitution interne absolument semblables au *Perrisia* » s'en distinguerait à l'état larvaire par la présence d'une spatule sternale et de papilles caractéristiques.

Malgré une recherche attentive, nous n'avons pas trouvé ce type de larve dont les manifestations sont d'ailleurs identiques à celles du *Perrisia*. Ce dernier apparaît au début du printemps; des élevages venant de Grasse ont donné des éclosions vers le 15 février, mais dans la région parisienne, il faut attendre les premiers jours de mai. La grosseur des galles varie suivant la génération; les premiers parasites sont peu vigoureux, mais c'est la troisième génération qui paraît exercer la plus forte action cécidogène. Nous avons pu suivre les éclosions successives en mettant en observation au laboratoire de physiologie végétale, à la Sorbonne, des pieds de violette pourvus de galles d'automne.

La première génération est apparue le 30 avril; les débuts de galles n'ont été visibles qu'à partir du 29 mai; la deuxième génération s'est montrée le 16 juin et n'a donné des galles qu'à partir du 17 juillet. L'éclosion de la troisième génération s'est faite dans la deuxième quinzaine de juillet et elle a donné naissance à un grand nombre de

parasites; les galles correspondantes se sont développées en août, et leur croissance a été plus vigoureuse que pour les précédentes.

A ce moment, les pieds de violettes exhalent un léger parfum, bien qu'ils ne possèdent que de rares fleurs qui ne s'ouvrent pas.

Enfin, une quatrième génération peu nombreuse a donné vers le 14 septembre des enroulements violacés sans grande épaisseur et dépourvus de poils; il semble que les derniers *Perrisia* n'aient fait leur apparition que trompés par la douceur de l'arrière-saison.

Des observations parallèles ont été faites dans un jardin de banlieue, et le 23 novembre, nous avons recueilli des petites galles chétives et violacées dues à une cinquième génération.

Le nombre des générations paraît dépendre des conditions climatiques; J. Faure (14) dit qu'il n'y a qu'une seule génération aux environs de Lyon, mais on peut supposer que dans un milieu favorable, les générations pourraient se succéder pendant une bonne partie de l'année.

D'après Raymond (54) le temps qui s'écoule entre la ponte et l'éclosion serait de 60 jours, mais cette durée paraît devoir se réduire à 35 ou 40 jours.

Quand, à la fin de l'automne, on essaie de dérouler une cécidie, on trouve d'abord quelques larves, solidement adhérentes à l'épiderme et allongées dans le sens transversal, donc perpendiculaires à l'axe de la feuille. Ces larves, situées à la limite de l'enroulement comme si elles tentaient d'en sortir sont grosses et de grande taille : 2 millimètres environ.

L'intérieur du fuseau gallaire est bourré de larves moins volumineuses que les précédentes et collées les unes aux autres. Leur corps effilé aux deux extrémités, est composé de treize segments, dont la face ventrale légèrement aplatie porte de petites éminences servant à la progression de l'animal. Le premier segment est garni d'une armature chitineuse; il présente un orifice buccal et deux antennes rudimentaires; ses dimensions et sa forme conique lui permettent de se rétracter dans le segment suivant sur lequel apparaissent les taches oculaires noires.

Quand la larve atteint son complet développement, elle s'entoure d'un vaste cocon dans lequel elle passe l'hiver à l'état de vie ralentie. La nymphose paraît assez longue à se produire et pour la génération d'automne en particulier, les phénomènes d'histolyse ne commencent à se manifester qu'avec les premières chaleurs; jusqu'à cette époque, la larve reste allongée dans sa coque et quelque peu ratatinée. Les

débuts de la nymphose sont toujours curieux à observer; la masse larvaire présente des saillies qui s'allongent en doigts de gant et à l'intérieur desquels se développent les antennes, les pattes, et autres appendices. Quand la transformation est complète, l'insecte perce son cocon et prend l'essor.

Faure (14) pense que tous les adultes d'une même galle émergent par une seule ouverture creusée dans la partie épaisse du bourrelet; il semble plutôt que la sortie s'effectue par les extrémités où l'enroulement est plus mince et plus lâche qu'au centre.

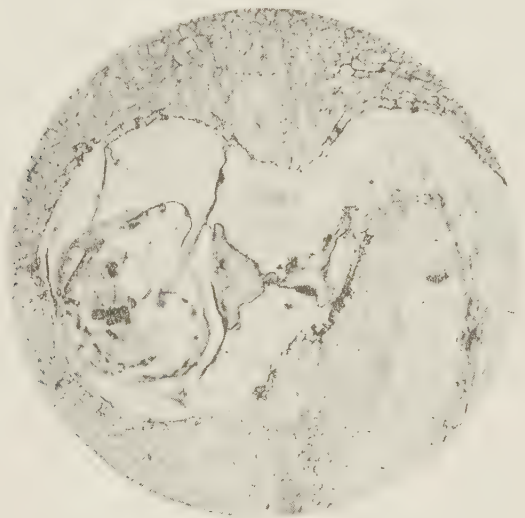


Fig. 73. — Photo montrant la position de la larve par rapport à la galle.

Pendant sa croissance, la larve paraît adhérer très fortement aux tissus gallaires. Certaines coupes montrent une déformation de l'enveloppe larvaire, sorte d'organe adhésif dont les replis pénètrent dans des dépressions correspondantes de la paroi végétale. Dans cette région de contact, les cellules paraissent avoir subi une action chimique, leur membrane est jaune et leur contenu ne se colore pas à l'hématoxyline.

Etude de la galle normale adulte.

Vers la fin novembre, les quelques feuilles saines qui subsistent sur les pieds de *Viola odorata* commencent à pourrir; les feuilles parasitées sont, au contraire, en pleine végétation et l'activité des tissus assimi-

lateurs va se maintenir très tard dans la saison. Pendant l'hiver, on observe un dépérissement progressif; vers le 15 mars, il ne reste que les grosses galles de la rosette centrale, elles ont bruni et semblent vouloir commencer à pourrir; au voisinage on trouve sur le sol ou à une petite profondeur des cécidies isolées, de petite taille; ce sont celles qui s'étaient formées sur des feuilles déjà bien développées. La gelée a provoqué la décomposition du pétiole et du limbe, mais la galle subsiste noire ou brune et ferme au toucher.

Vers le 15 avril, les galles restées sur pieds paraissent participer à la montée de la nouvelle sève; elles reverdissent légèrement et gonflent; le 5 mai, elles sont vertes et turgescents et quelques *Perrisia* font leur apparition. Elles vont subsister plusieurs semaines avant de se flétrir à nouveau et disparaître; certaines sont encore consistantes au début de juillet. Un pied de violettes peut donc porter en même temps des galles de la saison et d'autres provenant de l'année précédente, la distinction entre les deux séries n'est possible que sur des pieds mis en observation.

Avant d'étudier la structure de la galle, il est nécessaire de connaître la répartition des tissus foliaires, elle est très simple. Une coupe faite dans une feuille saine de violette, perpendiculairement à une grosse nervure montre la disposition suivante.

L'épiderme supérieur formé d'une assise de cellules assez grosses par rapport au tissu sous-jacent; quelques-unes s'allongent en poils unicellulaires; on n'observe pas de stomates.

L'épiderme inférieur est, au contraire, abondamment pourvu de stomates; il présente aussi quelques poils.

L'espace compris entre les deux épidermes est occupé par une assise palissadique très riche en chlorophylle et par deux ou trois assises de tissu lacuneux renfermant de gros oursins d'oxalate de calcium.

La section de la nervure montre un faisceau central dans lequel les vaisseaux du bois sont alignés en files séparées les unes des autres par de minces bandes de parenchyme; l'ensemble du bois est disposé en éventail au-dessous duquel le liber forme une zone demi-circulaire. La partie inférieure et renflée de la nervure est constituée par de grosses cellules rondes à parois régulièrement épaissies. La dernière assise représente l'épiderme inférieur et porte souvent des poils.

Coupe transversale dans une galle normale adulte (fig. 75).

Les coupes ont été faites sur des feuilles portant des galles identiques à droite et à gauche. Ces galles ont l'aspect de deux bourrelets

atteignant 4 à 5 millimètres d'épaisseur, couverts de poils courts, drus et serrés. Ces galles sont en contact sur toute leur longueur et recouvrent la nervure médiane.

Leur couleur ne diffère pas de celle des feuilles saines.

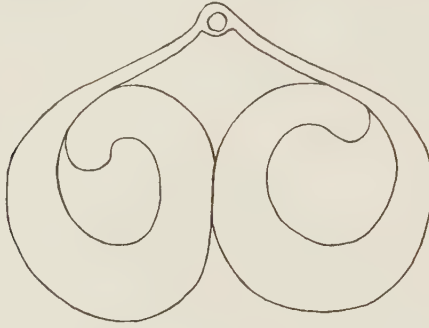


Fig. 75. — Coupe schématique d'une galle double; gr. : 55/3.

Les coupes montrent que l'hypertrophie gallaire est bien délimitée; il y a un passage rapide de l'épaisseur normale du limbe à celle de la cécidie qui peut être dix fois plus grande; il se produit même parfois un léger rétrécissement à la limite de la galle, et qui détermine une ligne de moindre résistance; quand les feuilles gallaires se décomposent au début de l'hiver, les tissus de la feuille pourrissent jusqu'à cette limite, mais la galle n'est pas atteinte et tombe intacte sur le sol.

Si l'on examine en détail une coupe transversale (fig. 76), on voit que l'épiderme externe de la galle ne diffère de l'épiderme inférieur de la feuille que par une abondante pilosité; les poils ne sont pas lisses, mais hérissés de place en place de petites épines. Le feutrage se continue jusqu'au bord de l'enroulement, mais cesse d'exister au contact des larves.

L'épiderme qui recouvre l'intérieur de la galle est formé de cellules, plus hautes que larges, le plus souvent détériorées par les larves; quand ces dernières sont très nombreuses, l'excoriation gagne l'assise sous-épidermique et peut atteindre jusqu'à cinq à six assises sous-jacentes.

L'épaisseur de la paroi est constituée par du parenchyme; vers l'extérieur les cellules sont généralement polyédriques, mais vers l'intérieur elles n'ont pas de forme déterminée et laissent entre elles des méats (fig. 76).

Vers la face interne et surtout au bord de l'enroulement, on observe un cloisonnement actif des cellules; la troisième assise montre en parti-

culier des éléments de grande taille, avec un gros noyau et un nucléole énorme. La forme du noyau est variable, il est le plus souvent sphérique mais peut s'allonger en fuseau et devenir très irrégulier. Le nucléole se colore fortement à l'hématoxyline, il est presque toujours unique; néanmoins on peut observer quelques noyaux à deux nucléoles. Par ailleurs, les cellules binucléées ne sont pas rares et la division cellulaire semble très active.

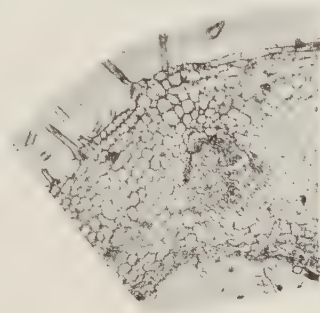


Fig. 76. — Photo de la paroi gallaire (coupe transversale).

La prolifération se manifeste à une petite distance de la larve plutôt qu'à son voisinage immédiat.

D'après Cosens (11) il faudrait admettre que le parasite, à l'état larvaire, secrète une sorte d'enzyme ayant une concentration très élevée, ce qui limiterait son action; en se propageant, de cellule à cellule, ce liquide se diluerait suffisamment pour provoquer une multiplication cellulaire intense.

L'oxalate de calcium a complètement disparu; la chlorophylle, si abondante dans la feuille saine, se raréfie et se localise dans le parenchyme externe, c'est-à-dire dans les régions les plus éloignée de la larve.

Le tissu vasculaire subit des modifications très apparentes. Il y a dans la galle un grand nombre de faisceaux du fait qu'elle atteint plusieurs nervures, mais ces faisceaux atteignent une taille considérable; le bois a augmenté de calibre et ses vaisseaux sont séparés par des travées de parenchyme à gros noyaux; leur ensemble ne présente plus la disposition en éventail visible dans les feuilles saines, il est constitué par des files parallèles plus longues au centre que vers les bords. Les éléments du liber sont petits et empilés les uns sur les autres; autour de chaque faisceau, une assise péricyclique dessine un ovale assez net.

Etude de la galle à différents stades de croissance.

Il est difficile de distinguer nettement les débuts d'une galle de *Perrisia*. D'une part, les jeunes feuilles de violettes présentent un enroulement normal qui peut donner matière à confusion; d'autre part elles peuvent être envahies, indépendamment du *Perrisia*, par plusieurs espèces de parasites externes; certains pucerons, semblables à ceux des rosiers, se fixent par groupes sur le pétiole et la face supérieure des feuilles; ils déterminent par leur succion un léger enroulement du limbe qu'on pourrait attribuer à tort au *Perrisia*; mais ces pucerons se multiplient avec une rapidité singulière et provoquent, non pas la formation d'une galle, mais le dépérissement de la feuille.

Quand les galles commencent à se former, elles sont attaquées par des parasites secondaires dont il est difficile de déterminer l'action; on observe fréquemment la présence d'un hémiptère voisin de l'*Aprophora* de la luzerne et qui se dissimule dans une mousse blanchâtre qu'il sécrète au centre de la rosette foliaire. On trouve aussi dans le voisinage des jeunes galles des sacs transparents d'où sortent des névroptères à ailes brillantes.

Par la suite et pendant que les tissus sont encore tendres, les galles et leurs hôtes subissent des attaques fréquentes, moins graves en ce sens que les dégâts sont localisés et n'entraînent pas la disparition des larves gallicoles, mais il n'en reste pas moins que ces parasites étrangers troublent le développement gallaire normal.

Galles de un à deux jours :

Dans le bain de xylol et avant l'inclusion à la paraffine, les jeunes galles deviennent transparentes et révèlent leur contenu. Certaines ne renferment qu'une seule larve autour de laquelle s'est produit un enroulement très serré, d'autres en contiennent plusieurs de forme mince et allongée. Au début de la formation gallaire, ces larves sont très petites, de couleur rosée, et non en contact les unes avec les autres. De nombreuses éclosions ont lieu rapidement, les larves sont alors comprimées et collées en amas compacts.

Aux premiers stades de croissance, les galles sont d'un vert très pâle, assez luisantes et sans pilosité anormale. Elles sont constituées par un parenchyme homogène, limité sur les deux faces par un gros épiderme. Ce parenchyme est indifférencié; ses éléments sont de petite taille et ne renferment qu'un petit noyau. Sauf l'enroulement, il n'y a pas de différence bien accusée avec le reste de la feuille.

A partir du deuxième jour, le bourrelet gallaire se distingue nettement du limbe, surtout dans la partie qui renferme les larves.

La région externe du bourrelet est formée de grandes cellules, ayant un noyau de dimensions réduites logé dans un peu de protoplasme pariétal; la *région interne* manifeste une grande activité cellulaire; en particulier les cinq à six dernières assises témoignent d'une multiplication intense; les cellules sont petites, serrées les unes contre les autres, remplies d'un protoplasme abondant au centre duquel on observe un noyau, souvent deux, pourvus chacun d'un très gros nucléole.

Au début de la croissance, cette région interne est assez restreinte et ne représente guère que le $1/8^e$ de l'épaisseur totale; elle est bordée par un épiderme portant d'assez nombreux poils; ceux-ci sont unicellulaires et renferment un gros noyau souvent déformé et découpé en lobes.

Les deux extrémités du fuseau gallaire ne sont pas encore en voie de différenciation; leur épiderme présente quelques poils et d'assez nombreux stomates; le parenchyme est homogène à petits noyaux et à nucléoles peu apparents.

Chez toutes les jeunes galles, les chlorolencites renferment des granulations d'amidon; ces dernières disparaissent assez rapidement.

Prillieux (52) pense que l'amidon ne peut servir à l'alimentation de la larve puisqu'il disparaît avant que le parasite ait attaqué les premières cellules qui en renferment; cet amidon est amené par le tissu vasculaire et emmagasiné provisoirement dans les cellules; il n'y séjourne pas longtemps et subit rapidement l'influence d'une amylase qui le transforme en glucides solubles, facilement assimilables.

L'amylase qui détermine ces transformations ne proviendrait pas d'une sécrétion larvaire; d'après une hypothèse récente, elle ferait partie d'un groupe de diastases existant dans le parenchyme interne de la galle.

Quant aux chloroleucites, ils sont, au début du développement gallaire, disséminés dans tout le parenchyme. Par la suite, ils apparaissent beaucoup plus nombreux vers l'extérieur de la galle que vers l'intérieur; ils sont aussi beaucoup plus abondants vers les extrémités que vers le centre. Dans les cécidies mûres, la chlorophylle se localise presque uniquement dans l'épiderme et les deux assises sous-jacentes.

Quand la galle est âgée de trois à quatre jours, elle témoigne d'une grande activité cellulaire surtout au voisinage des larves. Dans cette

région, les cellules sont presque entièrement remplies par un noyau à contour très net; celui-ci renferme un nucléole sphérique, de grand diamètre et qui se colore fortement à l'hématoxyline.

L'épiderme se cloisonne avec rapidité; certaines de ses cellules ont deux noyaux, quelquefois trois. Les stomates persistent sur la face externe de la galle qui correspond à la face inférieure de la feuille. La chlorophylle est encore abondante mais tend à se localiser vers la périphérie. Les larves grossissent rapidement et sont couvertes d'une matière visqueuse et gluante.

Galle de cinq jours :

L'épaississement dépasse la région larvaire et gagne les extrémités de l'enroulement. Dans la partie centrale de la cécidie, l'hypertrophie se fait assez brusquement; des cellules qui se développent plus vite que leurs voisines provoquent des saillies et des dépressions de la surface gallaire.

Le parenchyme qui constitue la paroi commence à se différencier; vers l'extérieur il présente de grandes cellules dont le noyau est rejeté sur l'un des côtés; vers l'intérieur, on voit des cellules de dimensions réduites, hautes et étroites, renfermant un protoplasme abondant et granuleux. Les noyaux de deux cellules voisines sont souvent en regard l'un de l'autre, séparés seulement par la membrane cellulaire et témoignant ainsi d'une division récente. Le tissu vasculaire devient de plus en plus abondant.

Galle de huit jours :

A ce stade, la galle semble avoir réalisé sa forme et sa structure définitives; son épaisseur peut alors dépasser quinze fois celle du limbe sur lequel elle a pris naissance. Le parenchyme présente deux régions qui diffèrent surtout par la grosseur de leurs éléments, mais ne rappellent guère la différenciation en tissu palissadique et en tissu lacuneux de la feuille normale. La chlorophylle s'est raréfiée de plus en plus; elle se localise dans la région épidermique et ne laisse subsister que de rares vestiges dans le voisinage des larves. Ces dernières s'enveloppent très vite d'un mince cocon transparent qui laisse un espace vide autour de l'animal. Les poils qui tapissaient primitivement l'intérieur de la galle se sont cassés et vidées de leur contenu; leurs bases subsistent quelque temps, puis finissent par disparaître.

GALLES ARRÊTÉES DANS LEUR DÉVELOPPEMENT

1^o Par suite de la disparition des larves gallicoles.

Je n'ai pas trouvé ce cas réalisé dans la nature; cela tient sans doute au grand nombre de larves renfermées dans la galle. Le parasitisme secondaire qui fait tant de ravages chez les galles à larve unique, ne paraît pas pouvoir venir à bout des vingt ou trente larves contenues dans le bourrelet. On peut simplement constater le fait que la galle est d'autant plus épaisse et turgescente qu'elle renferme plus d'habitants.

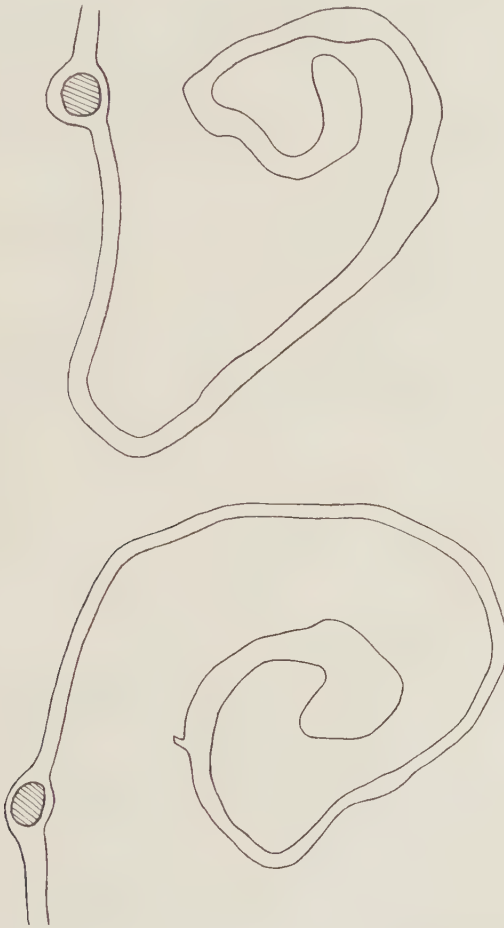


Fig. 77 et 78. — Schémas de galles privées de leurs larves gallicoles au début de leur développement; gr. : 55/3.

Toutefois la suppression des larves est assez facile à réaliser expérimentalement; au début de la formation gallaire l'enroulement est assez lâche pour qu'il soit possible de l'écarter et d'en balayer les larves avec un fin pinceau.

Les schémas suivants donnent un aspect de galles privées très tôt des larves gallicoles. On remarque que l'épaississement est à peine sensible, si ce n'est tout au commencement du bourrelet (fig. 77 et 78).

La coupe transversale suivante (fig. 79 et 80) provient d'une galle âgée de 10 jours, c'est-à-dire ayant atteint sa taille définitive, et dans laquelle les larves n'ont été supprimées qu'au 2^e jour de croissance.

L'épaississement du bourrelet gallaire est faible; les épidermes sont de grandes dimensions par rapport au tissu sous-jacent et portent quelques longs poils. La paroi est formée de parenchyme non différencié à cellules arrondies et à méats. Le tissu vasculaire est développé. Le seul détail caractéristique est la présence de place en place de gros oursins d'oxalate de calcium.

2^o Arrêt du développement gallaire en rapport avec le parasitisme secondaire.

Nous avons dit précédemment que le parasitisme secondaire ne paraissait pas avoir une grande répercussion sur le développement des galles de *Perrisia affinis*; cette opinion est basée sur les faits suivants :

On observe, parmi les larves de *Perrisia* et incorporées en quelque sorte à leur masse, des larves de petite taille d'un blanc grisâtre, minces et allongées et dont la présence ne paraît pas gêner les gallicoles. Ces larves étrangères vivent en commensales plutôt qu'en parasites; elles apparaissent très tôt; des galles de 6 jours, d'apparence normale et plongées dans le xylol, en montrent sept à dix disséminées dans la grappe larvaire et sans dommage apparent pour celle-ci.

En juillet, de nombreuses cécidies parvenues à complet développement, présentent dans la partie la plus renflée un trou circulaire de 2 à 3 millimètres de diamètre. On trouve à l'intérieur des coques saccagées; on peut supposer que l'entomophage, peut-être un ichneumon, s'est frayé un passage à travers les tissus, a dévoré quelques *Perrisia* pour ressortir ensuite par le même chemin, mais son attaque a été trop tardive pour avoir une répercussion sur l'anatomie de la galle.

Une deuxième observation porte sur des galles adultes, mais de petites dimensions, qui prennent en septembre une teinte violacée caractéristique, la plupart d'entre elles sont vides, mais quelques-unes renferment des larves minces et actives, d'une teinte rouge vif. La

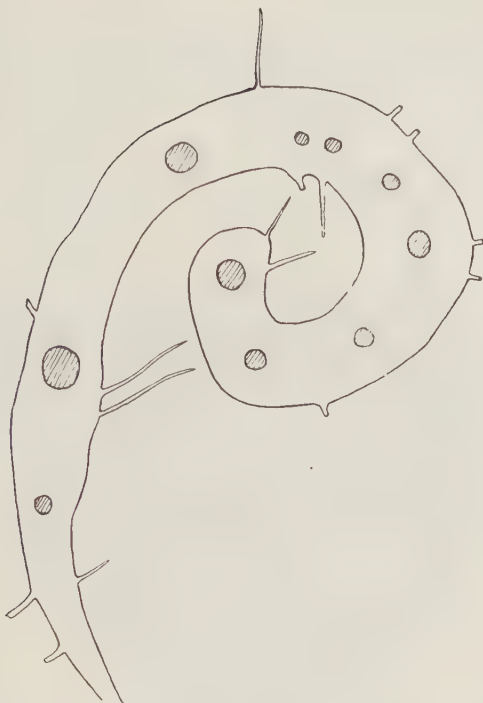


Fig. 79. — Schéma d'une coupe de galle privée de ses larves au 6^e jour de développement;
gr. : 55/3.



Fig. 80. — Détail de la paroi gallaire; gr. : 210.2.

structure de la paroi gallaire est normale, toutefois l'épiderme qui recouvre la loge est fortement endommagé par endroits.

Les larves de *Perrisia* sont susceptibles d'exercer leur action à une assez grande distance de la loge gallaire. Les pétioles des feuilles parasitées sont toujours beaucoup plus épais que ceux des feuilles saines, mais ils sont aussi beaucoup plus courts. L'épaississement se manifeste surtout par l'hypertrophie des cellules. Un détail est à signaler; les

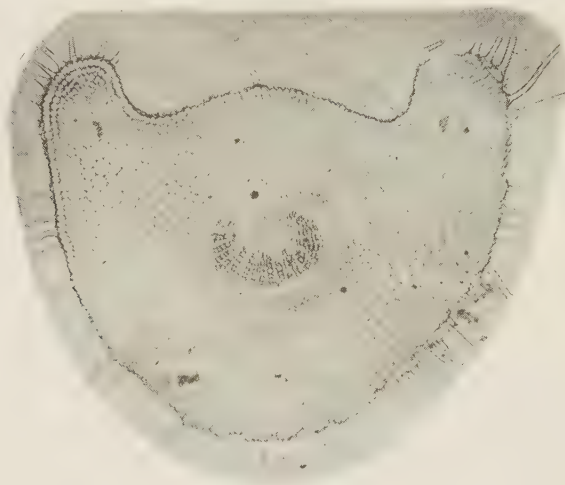


Fig. 81. — Pétiole de feuille parasitée.

pétioles sains renferment de nombreux cristaux d'oxalate de calcium, les pétioles de feuilles parasitées n'en renferment que rarement, et les cristaux sont alors de très petites dimensions.

Si l'on compare aux pétioles sains, les pétioles des feuilles qui portent des galles débarrassées expérimentalement de leurs gallicoles, on constate de nouveau la présence de gros oursins d'oxalate, comme si la feuille tendait à reprendre son régime normal (fig. 81).

En résumé : La galle de *Perrisia* se forme très rapidement et son évolution est parallèle à celle des larves gallicoles.

Si l'on supprime ces larves peu de temps après leur éclosion, la galle se réduit à un enroulement ayant l'épaisseur du limbe dans presque toute son étendue; l'épaississement est à peine marqué au début de l'enroulement,

Si la suppression des larves est un peu plus tardive, il y a formation d'un bourrelet peu serré et relativement peu épais, par rapport à la galle normale renfermant de gros oursins d'oxalate de calcium.

On peut donc déduire de ces observations que le développement de la galle s'arrête quand l'action cécidogène cesse de s'exercer.

Le parasitisme secondaire ne paraît pas avoir de répercussion sur la structure anatomique de la galle de *Perrisia*, ceci est en rapport avec la rapidité de l'évolution de la cécidie et de ses hôtes; mais aussi avec le nombre des larves cécidogènes qui représentent une proie suffisamment abondante pour les parasites étrangers et les dispensent de s'attaquer à la paroi gallaire.

Nous n'avons pas observé de cas de dimorphisme.

TROISIEME PARTIE

Les galles que nous venons d'étudier ont pour origine l'action d'un gallicole appartenant à l'ordre des diptères (*Mikiola Fagi*, *Harmandia tremulæ*, *Perrisia affinis*).

Comme ces galles présentent un certain nombre de caractères communs, nous avons été amené à rechercher si ces caractères sont applicables indistinctement à toutes les galles arrêtées dans leur développement ou si certains d'entre eux ne s'observent que chez les galles de diptères.

Si cette dernière hypothèse est exacte, ces caractères spéciaux ne doivent pas se retrouver dans des galles provoquées par d'autres parasites que les diptères; de plus, on peut penser que des caractères différents des précédents vont se manifester à leur tour et varier suivant la nature du gallicole.

L'étude suivante tend à prouver qu'il existe chez les galles arrêtées dans leur développement un certain nombre de caractères généraux auxquels s'ajoutent des modifications anatomiques stables qui sont particulières à l'ordre entomologique du gallicole. Cette étude porte sur une galle foliaire du chêne provoquée par un hyménoptère cynipide: *Dryophanta divisa* (Hartig).

GALLE DE DRYOPHANTA DIVISA (HART.)

La galle de *Dryophanta divisa* est connue depuis longtemps; c'est le « grain de groseille » représenté par Réaumur (55).

Elle a été décrite par de nombreux auteurs : Adler (1), Fockeu (15), Stephani (60), Houard (20), Ross (57). Une liste bibliographique a été publiée par Kinsey (24) dans son livre sur les cynipides.

Kieffer (22) donne le signalement suivant : galle subsphérique, à sommet et base légèrement comprimés, haute de 5 millimètres et large de 7 millimètres; surface très luisante; couleur jaune ou rouge; cavité unique; Q. pédonculée. « Cette galle se trouve sur toutes les variétés de chêne (fig. 83).

Elle est insérée sur les nervures secondaires, à la face inférieure du limbe; sa couleur rouge devient brune à maturité.

Elle fait son apparition dans la deuxième quinzaine de juin et n'atteint sa croissance complète qu'à l'automne. Elle est provoquée par un diptère cécidomyide : le *Driophanta divisa* dont on connaît deux formes gallicoles.

Adler (1) a signalé la forme agame qui produit la galle qui nous occupe et d'où sortira un adulte de la forme sexuée; celui-ci fréquemment appelé « *Spalhegaster verrucosus* » provoque à son tour une excroissance « de près de 4 millimètres de long, ovale, avec la pointe plus large et arrondie, de couleur vert jaune ou un peu rougeâtre. La surface de



Fig. 83. — Galles de *Dryophanta divisa*.

cette galle a une consistance particulièrement granuleuse et d'un brillant mat, provenant de ce que les cellules périphériques portent, au lieu de poils, de petites vessies sphériques pleines d'un liquide clair, probablement un moyen de protection contre les parasites. »

Cette galle peut se trouver sur la feuille, le pétiole ou la tige; souvent même elle absorbe tout un bourgeon; elle est mûre à la fin de mai et donne essor à un insecte muni d'un très fort aiguillon, et qui est appelé *Dryophanta divisa*. Ce parasite se présente à la sortie de l'œuf, sous forme d'une larve jaune et grasse munie d'une forte armature buccale.

D'après Rossig (58) cette larve se développe lentement au début et n'atteint guère plus de 300 millimètres de longueur au bout de six semaines; mais sa croissance est ensuite très rapide et pendant les quinze jours qui suivent, elle acquiert une longueur de 2 millimètres environ.

Kiefler (22) lui attribue les caractères suivants : le corps glabre est formé de douze segments plus la tête; chaque segment porte quatre

papilles dorsales et six ventrales, toutes munies d'une petite soie; le dernier segment est fendu à son extrémité. La respiration s'effectue par 9 paires de stigmates peu proéminents, plus ou moins chitineux, et en forme d'entonnoir. La tête, peu apparente, présente en avant deux grandes mandibules, cornées, brunes à leur extrémité et terminées par trois dents. La lèvre supérieure hyaline est semi-circulaire et montre quelques papilles. La lèvre inférieure est un simple bourrelet portant une papille spéciale de chaque côté et quelques saillies qui sont peut-être des rudiments de palpes. Les yeux ne sont pas visibles sur la larve jeune, mais des taches oculaires apparaissent au moment de la nymphe. Ce dernier état ne dure pas plus de quinze jours à la suite desquels l'insecte plus ou moins emmaillotté devient adulte. Les larves de *Dryophanta* sont très résistantes; extraites des galles, elles peuvent rester des semaines à l'air libre, couchées sur le dos et sans faire un mouvement. Elles attendent la période des métamorphoses qui se produira en même temps pour elles et pour leurs semblables restées à l'abri.

En temps normal elles vivent solitaires dans leur loge qui est grande par rapport au diamètre de la galle et qui ne renferme jamais d'excréments. Réaumur avait constaté cette propreté particulière aux galles de Cynipides « quelques endroits des parois intérieures étaient seulement tachés de brun; s'ils l'avaient été par les excréments liquides que le ver avait jetés, ou moins s'ensuit-il que le ver en rend une quantité presque insensible. »

Cosens (13) étudiant les larves gallicoles, constate que l'estomac de certaines d'entre elles renferme des débris de parois cellulaires, des fragments de cristaux similaires de ceux qui existent dans les tissus de la cécidie correspondante, alors que chez d'autres larves l'estomac ne contient qu'une masse de fines particules impossibles à identifier.

L'auteur en déduit que la présence ou l'absence d'excréments est en rapport avec le mode de nutrition des larves; pour les larves cynipides, en particulier, elles mangeraient uniquement le contenu cellulaire qui serait assimilable en totalité.

Cette dernière explication ne paraît pas devoir être acceptée sans réserves dans le cas du *Dryophanta*. Au début de l'évolution larvaire, le tissu nourricier de la galle est représenté par plusieurs assises de cellules gonflées de matières nutritives; ces assises disparaissent au fur et à mesure de la consommation; il en subsiste assez longtemps des lambeaux déchiquetés; quand la galle est mûre, on n'en trouve plus trace, à tel point qu'on a pu contester leur existence. Il faut donc

admettre que le parasite mange non seulement le contenu cellulaire, mais aussi les parois qui ne paraissent pas directement assimilables.

Pour expliquer la disparition complète du tissu nourricier, Kostoff (27) admet l'existence d'organismes unicellulaires vivant auprès de la larve et l'aidant à produire une substance qui serait susceptible de décomposer les parois des cellules en produits utilisables, particulièrement par les bactéries.

La disparition du tissu nourricier coïncide avec la fin de l'évolution du parasite. Celui-ci (fig. 84) à l'état parfait atteint 4 millimètres de longueur; son corps brun est luisant; la tête bien distincte est un peu élargie en arrière des yeux; elle porte deux antennes assez longues et deux mandibules terminées chacune par deux serres robustes; le thorax est lisse et brillant sauf sur les côtés où il est mat et garni de ponctuations; les ailes et les pattes sont ciliées; l'abdomen est séparé du thorax par un très mince pédoncule; le deuxième segment abdominal présente un prolongement en forme de crête, dont la longueur est au maximum double de la largeur. L'insecte adulte serait incapable de percer la paroi très résistante de la galle, mais il quitterait sa loge par un couloir creusé au préalable par la larve qui est munie de pièces buccales solides. L'envol se produit de la mi-octobre jusqu'au début de décembre; il peut être retardé par les mauvaises conditions atmosphériques et d'après Küster (28) il arrive que le parasite réintègre sa loge après une première sortie peu favorable.

La femelle pond fréquemment une quarantaine d'œufs par jour, mais ce nombre varie avec la taille de l'insecte.

Coupe longitudinale (fig. 85 et 86).

L'épaisseur de la paroi gallaire est inégale; celle-ci, relativement mince au voisinage du pédoncule atteint son maximum au sommet opposé et cette différence est d'autant plus sensible que la galle est plus jeune.

L'orientation du parenchyme n'est pas radiale par rapport au centre de la galle; il existe un pôle d'attraction situé sur la paroi interne de la cavité, diamétralement opposé au point d'insertion et vers lequel s'étirent les grandes cellules prismatiques; c'est au voisinage, du pédoncule que se trouvent les éléments les plus étroits et les plus longs.

La même remarque s'applique difficilement au tissu nourricier en raison des dommages subis. On constate seulement que l'attaque du gallicole se poursuit progressivement du pédoncule vers le sommet où l'on peut voir encore des assises de cellules intactes quand le reste de la paroi est entièrement dénudé.

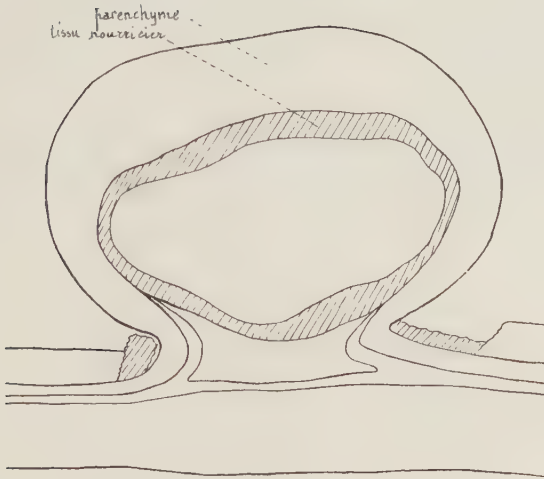


Fig. 85. — Coupe longitudinale dans une jeune galle; gr. : 55/3.

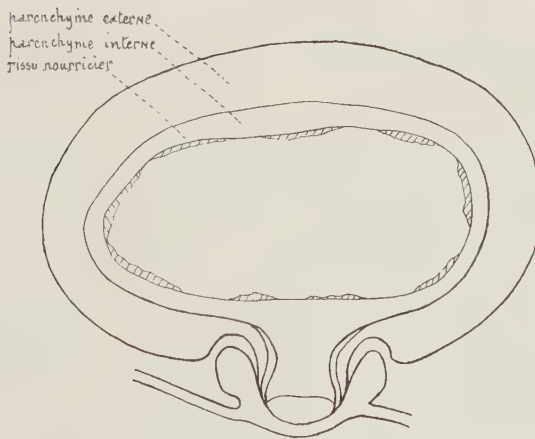


Fig. 86. — Coupe longitudinale dans une galle plus âgée que la précédente. (Ce schéma est à un grossissement 4 fois plus faible que le précédent.)

Dans les galles mûres, la loge centrale contient à grand peine l'insecte parfait; celui-ci est appuyé par sa face dorsale contre la paroi dont il suit la courbure; la tête rejoint l'abdomen; les pattes sont collées au thorax, les ailes plissées; le corps entier est recouvert d'un liquide visqueux.

Coupe transversale (fig. 87).

Dans une galle normale, l'épaisseur de la paroi est constituée par les tissus suivants :

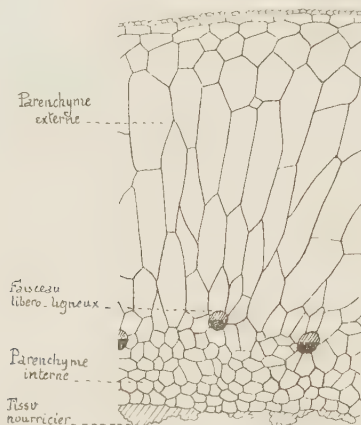


Fig. 87. — Détail de la paroi d'une galle normale (coupe transversale) demi-schématisée;
gr. : 55/3.

L'épiderme forme une assise de très petites cellules, plates et cutinisées. Leur paroi, relativement épaisse, limite une cavité cellulaire très réduite.

Comme cet épiderme s'arrache facilement, la plupart des coupes en sont dépourvues; ceci explique pourquoi, sur les dessins de galles de *Dryophanta*, il n'est pas représenté ou il est confondu avec une assise sous-épidermique.

Sous l'épiderme, se trouvent deux rangées de cellules plates; trois à quatre fois plus larges que hautes et beaucoup plus grandes que les précédentes. Leur paroi est épaissie sur les faces supérieure et inférieure, mais non sur les faces latérales. L'épaississement est sillonné de petits canaux orientés vers la loge gallaire.

Le parenchyme est différencié en deux zones: la zone externe composée de longues cellules prismatiques orientées dans le sens radial;

leur paroi criblée de trous correspondant aux canalicules qui permettent les échanges intercellulaires. Cette zone externe forme un tissu compact, résistant, qui occupe les deux tiers de la paroi.

Dans les sections de galles fraîches, ce parenchyme est brillant et moiré, avec de minces stries rayonnantes à la surface des cellules, qui ont, de ce fait, un aspect cristallin.

Fockeu (15) a signalé ce même caractère chez la galle de *Dryophanta folii* dont la cassure est telle « qu'on croirait avoir sous les yeux un corps cristallisé, tout à fait comparable à ces géodes creuses dont les parois sont formées de baguettes cristallines transparentes. »

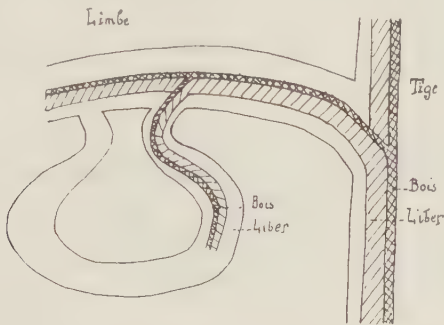


Fig. 88. — Position normale du bois et du liber dans la galle de *Dryophanta*.

Les cellules de ce parenchyme sont très allongées dans les premières assises, mais, progressivement, elles diminuent de taille et finissent par faire une transition peu sensible avec le parenchyme interne.

Celui-ci est composé d'éléments de grosseur assez constante; la plupart d'entre eux sont hexagonaux, mais leur grand diamètre est perpendiculaire à celui des cellules radiales. Ils forment six à sept assises régulières. C'est dans l'épaisseur des trois premières assises que sont logés les faisceaux vasculaires.

Ces faisceaux sont assez nombreux; sur la coupe examinée, on en compte vingt-quatre répartis autour de la cavité centrale. Un faisceau moyen compte de cinq à douze vaisseaux spirales pour une trentaine de fibres libériennes.

Du fait que la galle se produit à la face inférieure des feuilles, le bois est orienté vers le centre de la galle et le liber vers la périphérie (fig. 88); mais l'inverse s'observe quelquefois. M. Molliard explique cette disposition anormale par une intumescence se produisant au niveau du pédoncule.

D'autre part, on peut admettre que dans des cas exceptionnels, la galle se développe du même côté que la piqure; Beyerinck cite à ce sujet l'exemple d'un *Neuroterus* qui s'attaque non seulement au limbe des feuilles de chêne, mais aussi au pétiole, aux rameaux et même aux fleurs; presque toutes les cécidies se développent à l'endroit piqué à l'exception de celles du limbe qui font saillie sur la face opposée, ce qui paraît être une conséquence de la faible épaisseur de la lame foliaire.

Dans la galle mûre on ne trouve plus de tissu nourricier, celui-ci ayant été consommé par la larve. Dans les galles, qui ne sont pas encore parvenues au dernier stade de croissance, il reste des vestiges de ce tissu, formé de cellules rondes à parois minces.

Le tissu nourricier est cellulósique, mais il arrive que certaines de ses cellules, parmi celles qui sont les premières à être attaquées, se lignifient.

Fockeu (15) a donné une description de la galle de *Dryophanta folii* à laquelle il assimile la galle de *Dryophanta divisa*; il signale dans la paroi gallaire une « couche protectrice » formée par « des cellules à angles émoussés, avec des épaissements localisés en certains points de la paroi. Ces cellules ne forment pas une couche continue, mais sont disséminées au milieu d'autres éléments à paroi normale. »

Nous n'avons pas observé de « couche protectrice » dans la galle normale, mais nous avons constaté qu'une formation de ce genre se produisait dans les galles parasitées secondairement; il en sera question plus loin.

ETUDE DE LA GALLE DE *DRYOPHANTA DIVISA* A DIVERS STADES DE CROISSANCE

L'action cécidogène ne se manifeste pas immédiatement sous forme de galle; avant que celle-ci apparaisse, il se produit des modifications profondes dans la nervure piquée par le *Dryophanta*.

A l'état normal, une nervure secondaire présente la disposition suivante : (fig. 89 et 90).

Un épiderme supérieur formé d'une seule assise de petites cellules bombées, très serrées au sommet de la nervure et recouvertes à la face externe d'une légère cuticule.

Sous l'épiderme se trouvent cinq à six rangées de cellules à parois épaisses, lignifiées, limitées à droite et à gauche par le tissu palissadique du limbe.

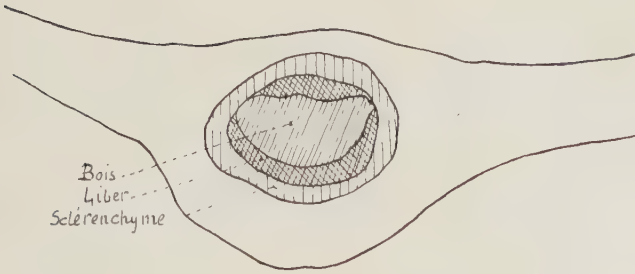


Fig. 89. — Schéma d'une nervure jeune; gr. : 105/2.

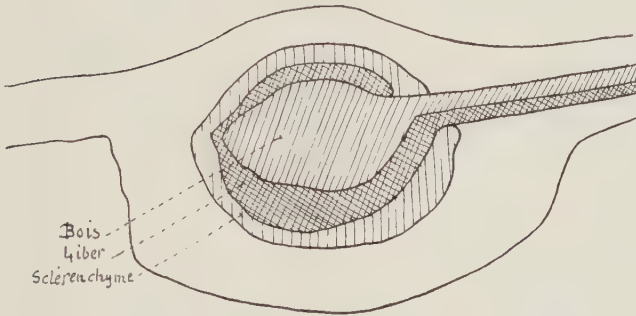


Fig. 90. — Schéma d'une nervure plus âgée; gr. : 105/2.

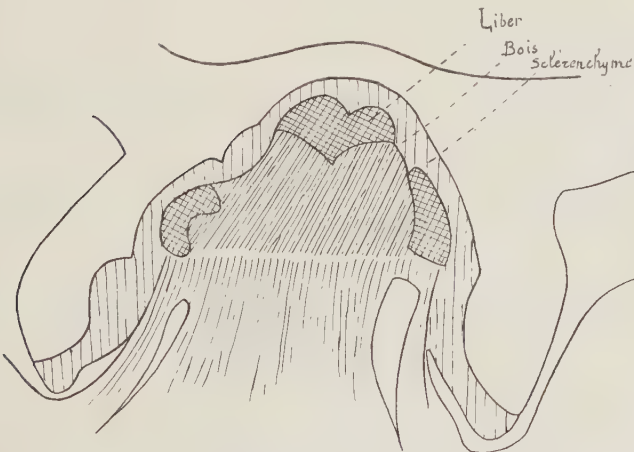


Fig. 91. — Aspect de la nervure après l'éclatement de l'anneau de sclérenchyme; gr. 105/2.

Le centre de la nervure est constitué par le tissu vasculaire entouré d'un anneau de sclérenchyme. L'épaisseur de cet anneau varie de une à six assises de cellules; sauf à sa partie supérieure qui est recouverte par les cellules épaisses signalées précédemment, cet anneau est entouré par du tissu lacuneux semblable à celui de la feuille.

Le tissu vasculaire comprend : une masse de bois limitée par deux zones de liber à éléments fins et serrés; les vaisseaux ligneux sont uniquement spirales et disposés en files, leur calibre est variable.

À sa face inférieure, la nervure est recouverte d'un épiderme à parois minces, qui ne se différencie pas de celui de la feuille.

Peu de temps après la piqure du parasite, la prolifération cellulaire provoque l'éclatement de l'anneau de sclérenchyme suivi de la déchirure de la partie inférieure de la nervure (fig. 91).

Selon Kieffer (22) l'œuf est déposé en profondeur au-delà des faisceaux vasculaires, mais sur les coupes, le bouleversement des tissus commence dans la masse ligneuse, au centre même de la nervure, ce qui laisse à supposer que la piqure s'est faite en cet endroit.

On observe sur les deux lèvres de la lésion et à la base des tissus gallaires, des cellules jaunes ou rougeâtres; elles apparaissent très tôt et forment un tissu de cicatrisation.

La prolifération cellulaire rejette sur les côtés les deux extrémités de l'anneau rompu de sclérenchyme et donne naissance à un pédoncule qui s'épanouit en formant la galle proprement dite. Ce pédoncule présente sur les coupes longitudinales deux branches vasculaires qui vont en se ramifiant jusqu'au sommet de la galle et qui ont leur origine dans le faisceau de la nervure.

Quand la galle est mûre, on voit distinctement à la base du pédoncule, une cavité plus ou moins remplie par trois ou quatre grosses cellules. Cette cavité est bordée par une assise qui est sans doute une assise de rupture car elle marque la ligne de décollement de la galle.

Pour Beyerinck (8) cette cavité correspond à la loge primitive de l'œuf; au début de la formation gallaire, elle est close mais elle ne tarde pas à s'ouvrir sur un canal creusé dans les jeunes tissus et à l'extrémité duquel la jeune larve viendra s'installer dès son éclosion.

Après le déplacement du parasite, dès que celui-ci s'est engagé dans le couloir aboutissant à la loge définitive, la cavité abandonnée se comble peu à peu par la production d'un nouveau tissu.

Les grosses cellules que nous avons observées dans la cavité paraissent correspondre à ce tissu de « remplissage ». Elles sont peu nom-

breuses; leur paroi très épaisse est sillonnée transversalement par des canalicules; elles sont en rapport avec le système vasculaire de la galle.

La jeune galle fait son apparition à la face inférieure de la feuille avec l'aspect d'une petite boule verte à surface lisse. Son épiderme n'est pas cutinisé et présente de place en place des poils et des stomates. L'épaisseur de la paroi est constituée par du parenchyme non différencié. Les faisceaux vasculaires apparaissent de bonne heure et en assez grand nombre; on en compte quatorze sur le pourtour d'une galle de 1 mm. 5 de diamètre. La larve toute petite est logée dans la cavité centrale dont le diamètre est environ la moitié de celui de la galle.

Au fur et à mesure de la croissance du parasite, le volume de la galle et celui de la cavité augmentent simultanément; par suite l'épaisseur de la paroi paraît moins importante.

La différenciation du parenchyme se fait progressivement; on observe d'abord deux zones distinctes : une zone externe qui est constituée par des cellules polyédriques qui tendent à s'allonger de plus en plus dans le sens radial, et une zone interne formée d'éléments arrondis laissant entre eux des méats. La larve grossit très rapidement et ne tarde pas à remplir la cavité gallaire.

La zone interne du parenchyme se différencie à son tour; ses assises supérieures se régularisent et deviennent concentriques; elles sont constituées par des cellules hexagonales ou rectangulaires au milieu desquelles sont logés les faisceaux libéro-ligneux; les couches inférieures gardent leur aspect primitif et forment le « tissu nourricier ».

Au fur et à mesure de sa croissance, la galle change d'aspect; sa surface brunit et devient verruqueuse; la paroi achève sa différenciation. L'épiderme s'aplatit et se cutinise, par suite, les poils et les stomates disparaissent; les assises sous-épidermiques deviennent plus apparentes du fait que les cellules polyédriques qui sont situées au-dessous s'allongent considérablement. Les deux zones de parenchyme épaississent et lignifient leurs parois. Le tissu nourricier disparaît progressivement et dans certains cas, sans laisser de trace.

ÉTUDE DE GALLES DE DRYOPHANTA DIVISA ARRÊTÉES DANS LEUR DÉVELOPPEMENT

On peut dire que plus de 75 % des galles de cynipides n'arrivent pas à terminer normalement leur évolution, le parasitisme secondaire jouant ici un rôle considérable.

L'étude suivante porte sur la structure de quelques galles de *Dryophanta divisa* arrêtées dans leur développement :

1° par croissance défectueuse de la larve cécidogène ;

2° par disparition de la larve cécidogène ;

3° par disparition de la larve cécidogène suivie de la présence d'un parasite secondaire soit dans la loge centrale, soit dans la paroi gallaire.

1° Arrêt du développement du à la croissance défectueuse de la larve cécidogène.

Le premier exemple est fourni par une galle de 4 mm. 5 ayant une grosse verrue provoquée par une piqûre d'un parasite étranger. Cette galle renferme une larve assez grosse, d'une longueur de 3 millimètres environ portant une tache noire sur la face dorsale. La préparation entomologique montre que cette tache est en relation avec un épanchement liquide provenant probablement d'une inoculation de venin dans le corps du *Dryophanta* par un parasite entomophage.

La loge est très vaste et par opposition la paroi gallaire est très mince ; il en résulte une disproportion très marquée par rapport à la galle normale.

L'épiderme possède encore des poils, indice du jeune âge de la galle ; la différenciation du parenchyme est assez nette ; le parenchyme externe est formé de cellules plus ou moins allongées dans le sens radial, mais l'épaisseur totale de cette zone est très réduite.

Le parenchyme interne est lignifié entièrement alors que l'externe ne l'est qu'à la périphérie ; ses cellules, plus larges que hautes ont des parois assez épaisses.

On voit des débris de tissu nourricier tout autour de la loge centrale.

Dans ce premier exemple, le trait le plus marquant est la minceur de la paroi gallaire, en rapport avec le petit nombre d'assises cellulaires.

Un deuxième exemple est très fréquent ; c'est celui de galles relativement grosses dans lesquelles la larve atrophiée et rigide finit par disparaître.

Ces larves ont une paroi bien différenciée mais le parenchyme externe présente de grosses perforations comparables à celles que peut faire un insecte qui se fraye un chemin à travers la paroi, en écartant les grandes cellules radiales.

Dans les cas les plus simples, ces trous ne sont pas nombreux, quatre à dix environ (fig. 92); dans d'autres cas, ils perforent complètement la paroi, ne laissant que des sortes de piliers constitués par les membranes des cellules vides, accolées les unes aux autres; à ce degré de déprédation, on ne trouve plus de larve gallicole (fig. 93).

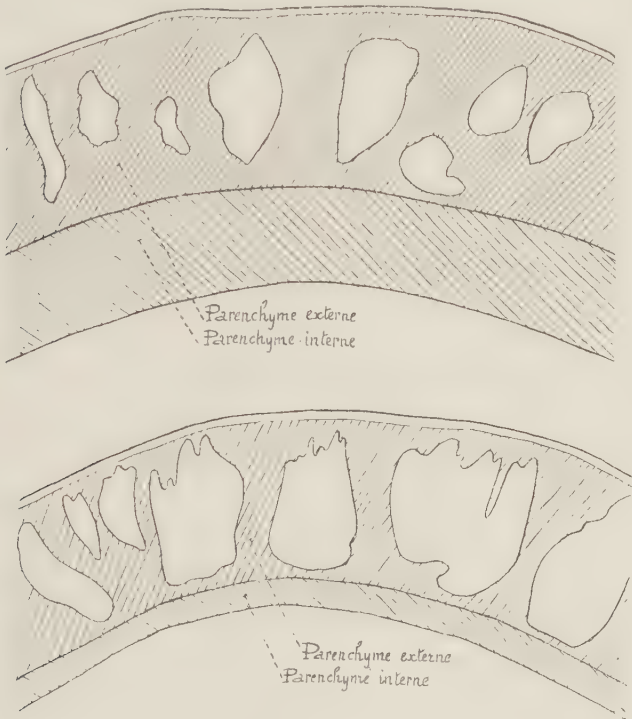


Fig. 92 et 93. — Perforations de la paroi gallaire dues à des parasites secondaires; gr. : 55, 3.

Un troisième exemple est fourni par des galles qui n'arrivent jamais à la taille normale bien que le gallicole qu'elles renferment parvienne à l'état parfait; il faut dire toutefois que le *Dryophanta* pendant toute la période larvaire reste petit et ne remplit pas la cavité centrale; par la suite il se transforme en un insecte de taille réduite.

La paroi de ces galles est épaisse et bien différenciée, mais en un point elle est rongée par une petite larve noire qui dévore les tissus en formant un trou circulaire. Ce trou qui commence en plein parenchyme, s'étend de plus en plus et finit par atteindre un diamètre presque égal à l'épaisseur de la paroi (fig. 94).

A un moment donné, le trou communique directement avec la loge gallaire; on peut supposer que le parasite secondaire s'attaque alors au gallicole, car celui-ci disparaît.

Il peut y avoir plusieurs trous de ce genre dans la paroi d'une même galle, et chacun d'eux renferme la même petite larve vorace. A ces trous correspondent des saillies apparentes à la surface de la galle.

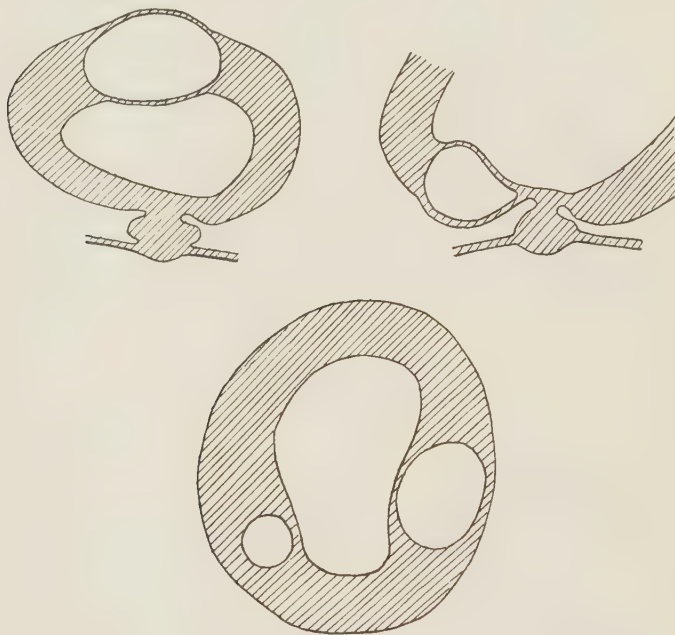


Fig. 94. — Perforations de la paroi gallaire par un parasite secondaire.

Dans les cas que nous venons de signaler, la larve cécidogène subsiste généralement; ses dimensions sont réduites mais elle arrive à l'état parfait.

Nous allons maintenant étudier des arrêts de développement dus à la disparition du gallicole.

2° La larve cécidogène a disparu mais n'a point été remplacée par un parasite secondaire.

Dans ce cas, les échantillons sont toujours très petits; certains ne dépassent pas la grosseur d'une tête d'épingle. L'arrêt du développement a donc eu lieu très peu de temps après l'apparition de la galle, c'est-à-dire au moment où la larve est encore de petite taille et vulnérable.

Coupe longitudinale (fig. 95).

La coupe a été faite dans une galle de 1 mm. 5 de diamètre; la loge ne renferme pas de larve, pas trace de déjections si abondantes dans le cas des galles habitées par les Cynipides. La paroi gallaire est beaucoup plus épaisse au sommet que vers le pédoncule.

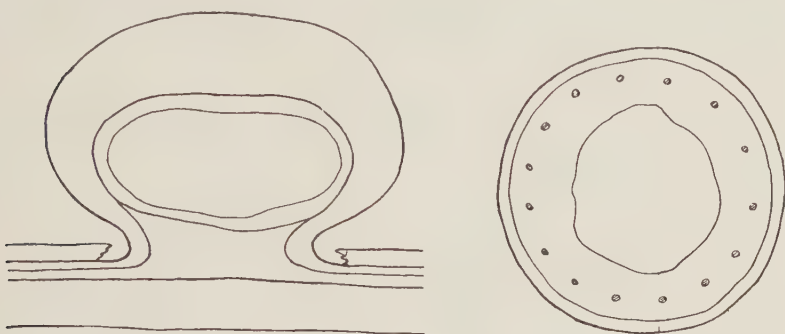


Fig. 95. — Schéma d'une coupe longitudinale et d'une coupe transversale.

Elle est constituée par l'épiderme, la zone de parenchyme, le tissu nourricier.

L'épiderme est formé d'une assise de cellules aussi hautes que larges; le parenchyme n'est pas différencié; les faisceaux vasculaires sont logés dans sa moitié inférieure. La couche nourricière a été entamée en plusieurs points, mais elle subsiste néanmoins tout autour de la cavité centrale.

Dans l'ensemble, c'est la structure d'une très jeune galle, dont le parenchyme a épaissi et lignifié ses parois après la disparition du gallicole.

Coupe transversale :

Cette coupe appartient à une galle de 1 mm. 3 de diamètre.

Le développement a cessé très tôt puisque l'épiderme porte encore des poils; la paroi est épaisse par rapport aux dimensions de la loge; cette dernière ne renferme pas de larve.

La différenciation des tissus est à peine ébauchée; vers la périphérie, le parenchyme s'est lignifié, mais après quatre ou cinq assises, il n'est plus possible de distinguer des zones différentes correspondant au parenchyme interne et au tissu nourricier; il y a seulement un tissu homogène à cellules arrondies à parois minces, dans lequel sont enclavés les faisceaux libéro-ligneux.

Pour certains de ces petits échantillons, il ne paraît pas exister de cavité gallaire, l'intérieur de la loge est rempli de parenchyme. On est tenté de se demander s'il ne s'agit pas là de galles n'ayant jamais renfermé de larve et qui seraient le résultat de l'excitation cellulaire provoquée par la piqure.

3° Arrêt du développement dû à la disparition de la larve cécidogène, remplacée par un parasite secondaire qui s'est installé dans la cavité centrale.

Les galles étudiées précédemment (galles de *Mikiola Fagi*, de *Harmandia tremulæ*, de *Perrisia affinis*) renfermaient souvent un parasite secondaire installé à la place de l'insecte cécidogène.

Il n'en est pas de même pour les galles de *Dryophanta divisa*; cela tient sans doute à la constitution de la larve gallicole; celle-ci est robuste et de grande taille, elle est pourvue d'une forte armature buccale, et comme elle est logée dans un espace restreint, elle adhère de toute part à la paroi gallaire, ce qui rend difficile l'introduction et l'évolution d'une larve étrangère.

Il n'y a donc que deux périodes qui facilitent l'attaque d'un parasite secondaire, soit peu de temps après l'éclosion du gallicole, soit au moment de la pupation et celle-ci est très brève.

L'exemple suivant doit correspondre à la deuxième période. Il s'agit de galles relativement grosses dans lesquelles nous avons trouvé une larve brune de 1 mm. 5 environ, logée dans le voisinage du pédoncule. La paroi gallaire a terminé sa différenciation; l'épiderme, les assises sous-épidermiques, le parenchyme externe présentent un aspect normal, mais le parenchyme interne est très particulier. Il est formé par des cellules à contours arrondis et plus larges que hautes; leur paroi est épaissie sur une seule face : celle qui est la plus rapprochée de la cavité gallaire. L'épaississement est en forme de croissant très ouvert, sillonné de canalicules. Cette zone, qui forme une barrière à une attaque venant de l'intérieur, ne se différencie pas par sa coloration du parenchyme externe. Elle entoure les faisceaux libéro-ligneux. On n'observe aucune disposition de ce genre dans les galles normales. Quant au tissu nourricier il a presque complètement disparu (fig. 96 et 97).

Il serait intéressant de savoir si, dans ce cas, le parasite secondaire n'est pas gallicole ou susceptible d'agir comme tel, quand la nourriture est insuffisante.

Je n'ai pas trouvé de renseignements à ce sujet bien qu'un certain nombre de parasites du *Dryophanta* soient connus. Kinsey (24) a

signalé les *Decaloma* qui arrivent à l'état adulte l'année de la ponte ou au printemps suivant, les *Eurytoma* qui émergent en juillet, les *Pteromalus*, les *Syntomaspis*, les *Torymus* qui abandonnent la galle en



Fig. 96. — Détail du parenchyme interne dans une galle normale; gr. : 410/3.

automne. Mayr (36) a étudié en particulier les genres *Torymus*, *Eurytoma* et *Pteromalus* qui s'attaquent à de nombreuses larves cécidogènes et plus spécialement aux cynipides.

Les arrêts de développement ne paraissent pas toujours en rapport avec la croissance défectueuse ou la disparition de la larve; dans certains cas, peu nombreux d'ailleurs, il semble que des causes d'origine végétale puissent empêcher les galles d'atteindre la taille adulte normale.

Sur des feuilles de chêne, portant de grandes taches circulaires jaunes, nous avons trouvé des galles de taille moyenne mais bien constituées; la paroi, beaucoup moins épaisse que celle d'une galle normale, n'était formée que par un petit nombre d'assises; la réduction était surtout marquée pour le parenchyme externe qui ne comprenait que deux assises de cellules radiales. Par contre, ces galles renfermaient des gros *Dryophanta*, peu éloignées de l'état parfait; il est difficile, dans ce cas d'attribuer l'arrêt du développement à la larve gallicole.

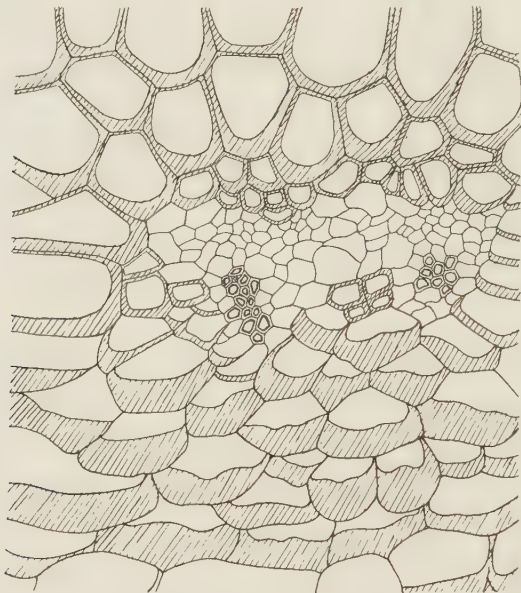


Fig. 97. — Détail du parenchyme interne dans une galle parasitée; gr. : 410/3.

Une remarque analogue a été faite avec des galles de *Harmandia tremulæ*.

Certaines galles, contrairement à celles qui sont arrêtées dans leur développement, paraissent vouloir en dépasser les limites normales. Ce sont de très grosses galles, de belle apparence, mais dans lesquelles la paroi est très épaisse et la cavité centrale très réduite (fig. 98).

Ces galles renferment des parasites secondaires qui se creusent des trous importants, mais on ne trouve pas de larve gallicole.

Pour les galles de *Dryophanta divisa* arrêtées dans leur développement, la question de l'oxalate de Ca n'intervient pas.

Dans le limbe, et dans les lèvres de la nervure éclatée, par conséquent au voisinage immédiat du pédoncule, on voit de nombreux et gros oursins d'oxalate; mais les tissus gallaires n'en renferment pas.

En résumé : Quand la larve disparaît au début de sa croissance, la galle subit un arrêt de développement presque immédiat; par suite elle est toujours de très petites dimensions. Sa paroi, relativement épaisse par rapport au diamètre de la cécidie, est formée d'un parenchyme non différencié ayant les caractères d'un tissu jeune : cellules arrondies à parois minces laissant entre elles des méats.

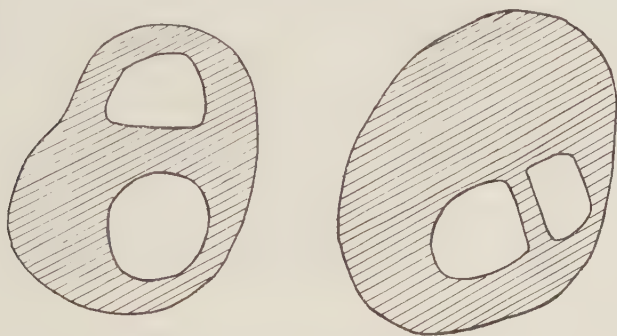


Fig. 98. — Coupes dans des galls hypertrophiées.

Quand la larve subsiste mais que sa croissance est défectueuse, on observe un ralentissement de la multiplication cellulaire consécutif au peu d'activité du parasite. La paroi de la galle présente les mêmes tissus différenciés que la galle normale, mais son épaisseur est très réduite du fait du petit nombre d'assises qui la constituent.

Dans le cas du *Dryophanta divisa*, le parasitisme secondaire s'exerce d'une façon spéciale.

En général, les larves secondaires ne s'introduisent pas directement dans la loge centrale, cela tient à plusieurs causes : la larve gallicole, très grosse, occupe toute la cavité, elle adhère en quelque sorte à la paroi et s'oppose à l'intrusion d'un corps étranger. De plus, elle est robuste, munie d'une forte armature buccale et susceptible d'une défense vigoureuse.

Ce n'est guère qu'à sa sortie de l'œuf ou au moment des métamorphoses qu'elle peut être attaquée directement par un parasite secondaire. Dans le cas d'une attaque directe, il se produit une réaction de la plante qui aboutit à la formation d'une sorte de « tissu protecteur »; ce tissu a un aspect très particulier du fait que les cellules subissent un épaissement exagéré sur une seule face de leur paroi.

Très fréquemment, l'invasion parasitaire débute dans la paroi de la galle; et les saillies à courbures accentuées de la surface correspondent aux ravages des envahisseurs. Le nombre de ces derniers est considérable, car l'on trouve peu de galles à paroi lisse, c'est-à-dire non parasitées.

La larve secondaire ronge la paroi y compris le tissu vasculaire; dans certains cas, elle dévore complètement les cellules; dans d'autres, elle prend seulement leur contenu et laisse subsister les membranes. Il résulte de cette destruction cellulaire, une inanition partielle du gallicole; puis quand le parasite secondaire parvient enfin dans la loge, il s'attaque au gallicole et le fait disparaître. Généralement, les parasites secondaires sont de petite taille, mais ils se logent à plusieurs dans la paroi d'une même cécidie.

Nous trouvons donc dans ces galles de *Dryophanta* des caractères communs à toutes les galles arrêtées dans leur développement : croissance végétale dans la dépendance de la croissance de la larve cécidogène, réaction de la plante au parasitisme secondaire quand celui-ci tente de détourner l'activité cellulaire à son profit et formation d'un « tissu protecteur ».

À côté de ces caractères communs, nous pouvons signaler des caractères particuliers : forme spéciale du « tissu protecteur », absence d'oxalate dans la galle bien que les mâcles soient très abondants au voisinage du pédoncule; pas de dimorphisme, car si la surface de la galle présente des verrues et des bosses, la forme générale reste constante.

Dans le cas du *Dryophanta*, l'absence ou la rareté du dimorphisme gallaire coïncide avec la difficulté qu'éprouve un parasite secondaire à s'installer dans la loge centrale. Cette coïncidence est un argument en faveur de l'hypothèse que nous proposons : le dimorphisme résulte de l'action d'un parasite secondaire gallicole; celui-ci, après avoir détruit la larve primitive, s'attaque au tissu nourricier qui l'entoure et maintient l'action cécidogène pendant le temps nécessaire à son évolution.

Nous avons observé, dans deux autres galles de Cynipides, des analogies curieuses avec la galle de *Dryophanta* : la galle de *Neuroterus lavinsculus* arrêtée dans son développement, montre autour de la loge centrale une couche protectrice dont les cellules ont le même aspect que celles du *Dryophanta*; l'épaississement de leur membrane est considérable, mais seulement sur la face la plus rapprochée de la loge gallaire.

La deuxième galle, provoquée par le *Neuroterus numismalis* possède un anneau supplémentaire de sclérenchyme au-dessous des faisceaux libéro-ligneux. Ces deux espèces de galles ne renferment pas de cristaux d'oxalate de calcium, pas plus à l'état normal qu'arrêtées dans leur développement.

CONCLUSIONS :

Les résultats obtenus au cours de ces recherches ont été indiqués à la fin de chacune des quatre parties qui composent ce travail, nous ne ferons que les résumer ici.

1^o Causes de l'arrêt du développement gallaire :

La suppression expérimentale de la larve cécidogène entraîne toujours l'arrêt du développement de la galle.

Si la larve est détruite au plus tard deux jours après son éclosion et que la loge gallaire ne soit pas habitée par la suite, la galle a des dimensions très réduites.

Si la larve est supprimée plus tardivement, la galle peut atteindre un développement maximum qui ne dépasse pas la moitié de la taille normale. L'arrêt du développement de la galle n'est pas instantané; il se produit, après la suppression de la larve cécidogène, un faible accroissement de volume d'autant plus marqué que la larve est plus jeune au moment de la piqûre.

Dans les conditions naturelles, l'arrêt du développement, lorsqu'il a lieu, se produit généralement aux premiers stades de croissance, de sorte que les galles ont toujours de très petites dimensions. L'arrêt du développement est dû au ralentissement de l'activité larvaire (maladie, accident), ou à la disparition de la larve, occasionnée le plus souvent par le paritisme secondaire. Nous avons observé quelques galles chez lesquelles l'arrêt du développement paraît attribuable, non plus à la larve qui est restée normale, mais à des lésions cellulaires dans le voisinage des cécidies.

2^o Modifications anatomiques résultant de l'arrêt du développement.

Les galles arrêtées dans leur développement présentent des caractères communs auxquels peuvent s'ajouter des caractères variables avec chaque espèce.

Les caractères communs sont les suivants :

1^{er} cas : *La larve a disparu, sans substitution de parasite secondaire.*

La paroi gallaire est épaisse par rapport au diamètre de la galle; elle est formée d'un parenchyme non différencié, gardant l'apparence d'un tissu jeune bien que les parois soient souvent lignifiées; les faisceaux vasculaires sont peu développés; on n'observe pas de formation cellulaire spéciale; toutefois, il existe de nombreux chlorolencites dans les assises qui entourent la loge centrale, alors que dans la galle normale, la chlorophylle disparaît progressivement des assises internes et se localise à la périphérie.

2^e cas : *La larve existe encore mais son activité est faible.*

Le peu d'activité du parasite entraîne un ralentissement de l'activité cellulaire; la paroi de la galle est mince et n'a qu'un petit nombre d'assises; toutefois les tissus sont différenciés comme dans une galle normale.

3^e cas : *La larve existe et cohabite avec une ou plusieurs larves étrangères vivant en commensales.*

La galle reste de petite taille; les tissus de la paroi se différencient, mais n'atteignent pas les dimensions des tissus normaux.

4^e cas : *La larve a disparu, et un ou plusieurs parasites secondaires se sont installés dans la galle.*

Les modifications anatomiques qui résultent du remplacement de la larve cécidogène par un parasite secondaire dépendent de la nature de celui-ci.

Si le parasite secondaire est à évolution rapide, il se nourrit aux dépens de la larve cécidogène sans provoquer aucun dégât dans la galle.

Si son évolution est plus lente, après avoir dévoré la larve, il devient phytophage et attaque successivement les assises cellulaires qui sont à sa portée; le plus souvent, son action dévastatrice se limite au tissu nourricier.

Enfin si la croissance du parasite secondaire se poursuit longtemps après la disparition de la larve primitive, il se produit des modifications morphologiques apparentes à l'extérieur, et variant d'une déformation simple de la paroi (saillies, dépressions) jusqu'au dimorphisme nettement caractérisé.

Nous pensons que le dimorphisme résulte de l'action d'un parasite secondaire qui est lui-même cécidogène ou qui le devient pour les besoins de la nutrition; son action cécidogène s'exerçant alors sur les tissus de la galle au lieu de s'exercer directement sur les tissus de la feuille.

Quand le parasite secondaire détourne l'activité des cellules à son profit, la plante réagit par la formation d'un « tissu protecteur » à caractères spéciaux, situé sous le tissu vasculaire très près de la cavité centrale et destiné à circonscrire l'attaque étrangère. La paroi gallaire est, de plus, soumise à des variations dans le développement et la différenciation cellulaires, dans l'épaississement et la lignification des membranes.

A côté de ces caractères qu'on peut observer sur toutes les galles arrêtées dans leur développement, il en existe d'autres, particuliers à chaque espèce étudiée.

Dans la galle de Mikiola Fagi, le parasitisme secondaire détermine, au degré le plus simple, un épuisement du tissu nourricier qui se manifeste par l'aplatissement des cellules et le plissement de leurs parois latérales.

Le parasite secondaire a souvent une action plus marquée; il provoque un dimorphisme qui présente autant de cas morphologiques très stables qu'il y a d'espèces parasitaires susceptibles de modifier la forme de la cécidie. Le dimorphisme est caractérisé par une zone spéciale de sclérenchyme, située entre le tissu vasculaire et le tissu nourricier; cette zone est formée de cellules polyédriques, à parois très épaisses, renfermant de nombreux cristaux d'oxalate de calcium.

Dans la galle de Harmandia tremulæ qui possède normalement une première zone de sclérenchyme, le parasitisme secondaire détermine l'apparition d'une deuxième zone de sclérenchyme qui entoure la loge gallaire. Le parenchyme compris entre ces deux zones est riche en oxalate de calcium. Chez les galles doubles, très fréquentes dans cette espèce, la formation secondaire de sclérenchyme existe autour de chaque loge; le parasitisme secondaire n'intervient pas, mais on peut supposer que chacune des larves joue par rapport à l'autre, le rôle d'un parasite étranger; on n'observe pas de cristaux d'oxalate dans le parenchyme. Nous n'avons pas trouvé d'exemples de dimorphisme caractérisé en ce qui concerne la galle de *Harmandia tremulæ*.

Pour la galle de Perrisia affinis, le parasitisme secondaire est presque nul; cela tient d'une part à l'évolution très rapide des larves de *Perrisia* qui entraîne l'évolution très rapide de la galle qui les

abrite; d'autre part, chaque galle renferme plusieurs larves qui constituent une proie abondante pour les parasites étrangers; ceux-ci peuvent, par conséquent terminer leur évolution sans attaquer la paroi gallaire. Nous n'avons pas observé de dimorphisme.

Dans la galle de Dryophanta divisa, le parasitisme secondaire se manifeste de deux façons :

ou bien le parasite secondaire se substitue à la larve gallicole en pénétrant par l'orifice gallaire et s'installe dans la loge,

ou bien le parasite s'installe dans la paroi en l'attaquant par l'extérieur, dévore les tissus et finit par atteindre la larve primitive qui ne tarde pas à disparaître.

Le premier cas, qui est celui d'une attaque larvaire directe, s'observe rarement; la larve de *Dryophanta*, qui est de grande taille, remplit complètement la loge centrale; elle adhère en quelque sorte à la paroi et rend très difficile l'intrusion d'un parasite étranger; de plus, elle est munie d'une forte armature buccale. L'attaque directe d'un parasite secondaire n'est donc possible qu'au moment de l'éclosion ou pendant la période des métamorphoses.

Si la larve primitive vient à disparaître et qu'un parasite secondaire prenne sa place, il y a formation d'un « tissu protecteur » qui résulte de l'épaississement exagéré de la membrane des cellules du parenchyme; cet épaississement ne se produit que sur une seule face et du côté de la loge gallaire. Des observations analogues ont été faites sur les galles de *Neuroterus læviusculus* et *Neuroterus numismatis*.

Dans le deuxième cas, le parasite secondaire s'attaque d'abord à la paroi; le plus souvent, il ronge les assises cellulaires qui sont à sa portée, y compris le tissu vasculaire et finit par pénétrer dans la loge centrale. Parfois, il se contente d'utiliser le contenu des cellules radiales en laissant subsister leurs membranes. Les galles de *Dryophanta* sont attaquées presque toujours par plusieurs parasites à la fois, mais ceux-ci sont de petite taille. Nous n'avons pas à signaler pour cette espèce d'exemples de dimorphisme.

Toutes les galles de *Mikiola Fagi*, *Harmandia tremulæ*, *Perrisia affinis*, arrêtées dans leur développement, renferment d'abondants cristaux d'oxalate de calcium; ces galles qui sont provoquées par des diptères cécidomyides ne renferment pas d'oxalate cristallisé à l'état normal.

Les galles de *Dryophanta divisa*, *Neuroterus numismatis*, *neuroterus læviusculus*, sont dues à des Hyménoptères cynipides. Quand elles sont normales, elles ne renferment pas de cristaux d'oxalate de cal-

cium, mais à la différence des galles précédentes, elles n'en renferment pas non plus quand elles sont arrêtées dans leur développement, pourtant les mâcles sont très abondants dans la feuille, au voisinage immédiat du pédoncule gallaire.

3^o Relations existant entre l'arrêt du développement gallaire et la durée de l'évolution de la larve cécidogène.

Nous avons montré que la croissance de la galle est parallèle à celle de la larve cécidogène, par suite sa durée est variable suivant le parasite.

Certains gallicoles ont une évolution rapide, tels ceux qui fournissent plusieurs générations chaque année; la galle qu'ils provoquent évolue très vite et l'activité cellulaire cesse au bout de quelques jours; les parois gallaires sont généralement d'une structure très simple et sans tissus ligneux; la différenciation cellulaire est très réduite. On constate alors que les échantillons arrêtés dans leur développement, le sont tout au début de leur croissance et que le parasitisme secondaire intervient peu.

Si l'évolution du gallicole est lente, l'activité cellulaire, qui débute au printemps, peut se prolonger jusqu'à l'hiver et ne cesser définitivement qu'à l'éclosion de l'insecte parfait. La paroi gallaire est alors beaucoup plus résistante; elle montre une structure plus complexe avec des tissus nettement différenciés; en particulier : un parenchyme externe considéré souvent comme « couche protectrice » contre l'invasion des parasites extérieurs, et un parenchyme interne ou tissu nourricier.

Pour ces galles à croissance lente, les arrêts de développement sont beaucoup plus fréquents et peuvent se produire à des stades très variés. Le parasitisme secondaire trouve à s'y exercer à tous les degrés, depuis la larve étrangère qui vit en commensale sans nuire beaucoup à la larve cécidogène, jusqu'à celle qui, se substituant à cette dernière, arrive à provoquer dans la paroi gallaire des modifications aboutissant au dimorphisme.

DEUXIEME THÈSE

PROPOSITION DONNÉE PAR LA FACULTÉ

DÉTERMINISME DES GALLES

Vu et approuvé :

Paris, le 11 Février 1935

LE DOYEN DE LA FACULTÉ DES SCIENCES,

CH. MAURAIN.

Vu

et permis d'imprimer :

LE RECTEUR,

S. CHARLÉTY.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1. ADLER (H.). — La génération alternante chez les Cynipides. Traduction de J. Lichenstein, Montpellier, 1881.
2. ALTUM (H.). — Forstzoologie. Berlin, 1875.
3. AMAR (M.). — Sur le rôle de l'oxalate de Ca dans la nutrition des végétaux. *Thèse*, 1901.
4. APPEL (O.). — Über Phyto und Zoomorphosen. Königsberg, Dr. v. R. Leupold, 1899. (*Dissert. Würzburg*).
5. BALFOUR-BROWNE. — On the life history of *Melittobia acasta* (Walk), *Parasitology XIV*, nos 3-4, Londres, 1922.
6. BEAUVERIE (J.). — Contribution à l'étude des grains d'aleurone, *Ann. Sc. nat.*, 1908, p. 147.
7. BERGEVIN (de). — Note sur *Trioza alacris*, parasite de *Laurus nobili* et son prédateur *Anthocoris minki*. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afr. N.*, Alger, 1926.
8. BEYERINCK (W.). — Beobachtungen über die ersten Entwicklungsstadien einiger Cynipidengallen. *Abh. K. Akad. Wetensk.* Amsterdam, t. XXII, 1882.
9. BEYERINCK (W.). — Die Galle von *Cecidomyia Poae* and *Poa nemoralis*. *Bot. Ztg.*, Leipzig, 1885.
10. BEYERINCK (W.). — De la cécidie produite par le *Nematus capreae* sur le *Salix amygdalina*. *Arch. néerl. Sc. exac. et nat.*, t. I, 1887.
11. BREMI (J.-J.). — Beiträge zu einer monographie der Gallmücken « *Cecidomyia meigen* ». *N. Deutschr. Schweiz. Ges. Natw.*, t. IX, 1847.
12. BUSGEN (M.). — Zur biologie der galle von *Hormomyia Fagi*. *Forstl. Natw. Zs Muenchen*, t. IV, 1895.
13. COSENS (W.). — A contribution to the morphology and biology of insect galls. *University de Toronto*, 1913.
14. FAURE (J.). — Sur la Cécidomyie des violettes (*Perrisia affinis* Kieffer). *Feuille Nat. XIV*, n° 9, Paris, novembre 1924.
15. FOCKEU (H.). — Contribution à l'histoire des galles, Paris, 1889.
16. FOCKEU (H.). — Recherches anatomiques sur les galles. Etude de quelques diptéroécidies et acarocécidies. (*Thèse*, Paris, 1896).
17. GIRAUD (Dr). — Notice sur les déformations galliformes du « *Triticum repens* ».
18. HARTIG (T.). — Entom. notiz in Jahresb. über d. Fortschr. der Fortwissensch. u. forstlich. *Naturk.*, t. I, 1839.
19. HARTIG (T.). — Über die Familie der Gallwespen. *German. Zeitsh. Ent.*, 1840, t. II, p. 176.

20. HOUARD (C.) et DARBOUX (G.). — Catalogue des Zoocécidies d'Europe, Paris 1908-13 et du bassin de la Méditerranée.

21. KIEFFER (J.-J.). — Synopse des cécidomyies d'Europe et d'Algérie, Metz, 1898.

22. KIEFFER (J.-J.). — Les Cynipides : Species des Hyménoptères d'Europe et d'Algérie, t. VII, Paris, 1900.

23. KIEFFER (J.-J.). — Genera Insectorum (*Diptera*, Fam. *Cecidomyiidae*), 1913.

24. KINSEY (A.). — The gall Wasp Genus Cynips. *Indiana University Studies*, 1929.

25. KLEBS (Georg.). — Willkürliche Entwickelungsänderungen bei Pflanzen, Iéna, 1903.

26. KOHL. — Kalksalze u. Kielsäure in den Pflanzen, 1889.

27. KOSTOFF, DONTCHO, KENDALL (J.). — Studies on the structure and development of certain Cynipid gall. *Biol. bull. Marine biol. Lab.* — Wood hole Mass, t. LVI, 1929.

28. KUSTER (E.). — Die gallen der Pflangen, Ein Lehrbuch für Botaniker und Entomologen, Leipzig, 1911.

29. LACAZE DUTHIERS (H. de). — Recherches pour servir à l'histoire des galls. *Ann. sc. nat. bot.*, t. IX, Paris, 1853.

30. LACAZE DUTHIERS (H. de) et RICHE. — Mémoires sur l'alimentation de quelques insectes gallicoles et sur la production de la graisse. *Ann. sc. nat. zool.*, t. II, Paris, 1854.

31. LICHTENSTEIN (J.). — Sur la génération des pucerons, Montpellier, 1879.

32. LÆW (H.). — Dipt. Beitr., t. IV, 1850.

33. MAGNUS (W.). — Die Entstehung der Pflanzengallen verursacht durch. Hymenopteren, Iéna, 1914.

34. MALPIGHI. — Opera omnia, De Gallis, 1675.

35. MARCHAL (P.). — Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites, 1930.

36. MAYR (G.). — Die europ. Torymiden-Arten (*Vehr. zool. bot. Ges. Wien.*, 1874).

37. MAYR (G.). — Arten der Chalcidier-Gattung Eurytoma durch. Zucht erhalten, *Ib.*, 1878.

38. MOLLIARD (M.). — Structure de quelques Tylenchocécidies foliaires. *Bull. soc. bot. Fr.*, 1904.

39. MOLLIARD (M.). — Virescences et proliférations florales produites par des parasites agissant à distance. *C. R. Ac. Sc.*, 1904, 139, 930-932.

40. MOLLIARD (M.). — Nouveau cas de virescence florale produite par un insecte localisé dans le collet. *Bull. Soc. bot. Fr.*, 1906, 53, 50-52.

41. MOLLIARD (M.). — Sur la prétendue transformation du *Pulicaria dysenterica* en plante dioïque. *Rev. gén. Bot.*, 1909, 21, 1-8.

42. MOLLIARD (M.). — Action hypertrophiante des produits élaborés par le *Rhizobium radicicola* Beyer. *C. R. Ac. Sc.*, 1912, 155, 1531-1534.

43. MOLLIARD (M.). — Recherches physiologiques sur les galles. *Rev. gén. bot.*, 1913, **25**, 225-252, 285-307, 341-371.
44. MOLLIARD (M.). — Production artificielle d'une galle. *C. R. Ac Sc.*, **165**, 160, 1917.
45. MOLLIARD (M.). — Sur la signification biologique de l'acide oxalique. *C. R. Soc. biol.*, 1919, 82-103.
46. MOLLIARD (M.). — Nutrition de la plante, t. III, Paris, 1923.
47. MOLLIARD (M.). — Dimorphisme déterminé chez la galle de *Mikiola Fagi* par un parasite secondaire. *C. R. Ac Sciences*, octobre 1926.
48. MOLLIARD (M.). — Sur les relations existant entre les divers acides organiques élaborés par le *Sterigmatocystis nigra*. *C. R. Ac. Sc.*, 1931, CNCH, p. 313.
49. MORDVILKO (A.). — Les Pemphigiens des pistachiers et leurs formes analocycliques. *Mém. de la société zool. de France*, 1927.
50. MUHLDOERF (A.). — Über den Ablösungsmodus der Gallen von ihren Wirtspflanzen. *Botanisches Centralblatt*, t. XLII, 1926.
51. PARKER (H.-L.) et THOMSON (W.-R.). — Contribution à la biologie des Chalcidiens entomophages. *Ann Soc. Ent. France*, vol. XCVII 1928.
52. PRILLIEUX. — Etude sur la formation et le développement de quelques galles du chêne. *Ann. Sc. nat. bot.*, t. III, 1876.
53. RATZBURG (J.-T.). — Die Forst Insekten..., Zweiter Theil, Berlin, 1840.
54. RAYMOND (G.). — Contribution à l'étude des cécidomyes attaquant les violettes cultivées. *Ann. Soc. Linnéenne de Lyon*, t. 73, 1928.
55. RÉAUMUR. — Mémoires pour servir à l'histoire des insectes (12^e mém.), t. III, Paris, 1737.
56. ROSS (H.). — Die Pflanzengallen Mittel. und Nordeuropas, Iéna, 1911.
57. ROSS (H.). — Praktikum der Gallenkunde..., Berlin 1932 (*Biol. Studienbüch.*, XII).
58. ROSSIG (H.). — Von welchen Organen der Gallwespenlarven geht der Reiz zur Bildung der Pflanzengalle aus; Iéna, 1904.
59. RUBSAAAMEN (EW. H.). — Die Gallmücken des Königl. museums für Naturkunde zu Berlin. *Berliner Entomolog. Zeitschrift*, Bd XXXVII 1892.
60. STÉPHANI (T. de). Descrizione di alcune galles e catalogo dei cinipidi trovati in Sicilia- *Estr. dal naturalista Siciliano*, septembre 1894.
61. TROTTER et CECCONI. — Ricerche intorno agli entomoceci della flora italiana. *Nuovo Giorn. bot. ital. Firenze*, 1900.
62. WEHMER. — Das Calcium. oxalat der oberirdischen Theile von *Crataeg. ox.* in Herbst und Fruhjar. *Berichte der Deut. bot. Ges.*, 1889.
63. WEHMER. — *Zeutr. Bakt.*, II, 3, 102 (1897); 15, 688 (1906).
64. WEHMER. — *Biochem. Ztsch.*, 59, 63 (1913).

TABLE DES MATIÈRES

Introduction.....	9
--------------------------	---

PREMIÈRE PARTIE

Etude de la galle de Mikiola Fagi (Hart.)	12
<i>a</i>) Modifications anatomiques provoquées par la suppression expérimentale de la larve cécidogène, la loge gallaire n'étant pas habitée ultérieurement par un parasite secondaire.....	12
I. — Comparaison des séries de galles piquées , avec les séries de galles, témoins récoltées le jour de la piqûre.....	13
II. — Comparaison des galles piquées avec la galle adulte normale .	10
<i>b</i>) Modifications anatomiques provoquées par la suppression de la larve cécidogène à laquelle s'est substitué un parasite secondaire..	51
III. — Action d'un parasite secondaire à évolution rapide.....	54
IV. — Action d'un parasite secondaire à évolution lente	57

DEUXIÈME PARTIE

Etude de deux autres galles de diptères arrêtées dans leur développement.....	73
I. — Galle de Harmandia Tremulæ	73
II. — Galle de Perrisia affinis	84

TROISIÈME PARTIE

Etude d'une galle d'hyménoptère arrêtée dans son développement . .	101
Galle de Dryophanta divisa.....	101
Conclusions	121
Index bibliographique.....	129
